UNIVERSITÉ DE STRASBOURG - FACULTÉ DES LETTRES

LE PHOTOTROPISME ANIMAL

EXPOSÉ CRITIQUE DES PROBLÈMES ET DES THÉORIES

Thèse complémentaire pour le Doctorat ès Lettres

PRÉSENTÉE A LA

Faculté des Lettres de l'Université de Strasbourg

PAR

GASTON VIAUD

Professeur de Philosophie au Collège de Bischwiller
Chargé de recherches scientifiques

STRASBOURG
COMMISSION DES PUBLICATIONS
DE LA FACULTÉ DES LETTRES
1938

LE PHOTOTROPISME ANIMAL

Exposé crititique

des

Problèmes et des Théories

DU MÊME AUTEUR :

Recherches expérimentales sur le Phototropisme des Daphnies (Strasbourg, 1938).

UNIVERSITÉ DE STRASBOURG - FACULTÉ DES LETTRES

LE
PHOTOTROPISME ANIMAL

EXPOSÉ CRITIQUE
DES
PROBLÈMES ET DES THÉORIES

Thèse complémentaire pour le Doctorat ès Lettres

PRÉSENTÉE A LA

Faculté des Lettres de l'Université de Strasbourg

PAR

GASTON VIAUD

Professeur de Philosophie au Collège de Bischwiller
Chargé de recherches scientifiques

STRASBOURG
COMMISSION DES PUBLICATIONS
DE LA FACULTÉ DES LETTRES
1938

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

INTRODUCTION

« En tout ceci, il me semble que l'on fait grand bruit autour de choses mal connues et que, de part et d'autre, on a le tort d'être exclusif. Il peut y avoir une part de vérité dans les idées de M. Loeb et dans celles de M. Jennings. La difficulté est de dire quelle est cette part. »

Raphaël Dubois,
VI^e Congrès International de Psychologie (Genève, 1909), p. 344.

Les Tropismes, suivant la définition de Loeb, généralement employée par les biologistes, sont des mouvements d'orientation des êtres vivants, accompagnés ou non de déplacements, vers des sources d'énergie — ou en sens opposé — déclenchés par l'action excitatrice de ces sources d'énergie.

Ce sont des réactions motrices relativement simples, que les êtres les moins évolués peuvent exécuter. De fait, on les rencontre principalement chez les végétaux et les animaux inférieurs (Protistes, Métazoaires inférieurs: Coelentérés, Vers, Arthropodes, Vertébrés inférieurs, etc.), soit à l'état pur, soit mélangé à d'autres réactions et, dans ce cas, plus ou moins masqués par celles-ci.

La notion de Tropismes a été empruntée aux botanistes, qui connaissaient depuis longtemps de tels phénomènes, car ils se montrent chez les Végétaux de façon particulièrement frappante (héliotropisme des tiges, géotropisme des racines, etc.).

Les botanistes distinguent d'ordinaire Tropismes et Tactismes. Le mot tropisme vient du grec τροπή, tour, changement de direction; le mot tactismes vient de τακτος, mis en ordre, rangé. Les deux mots désignent donc avant

tout des mouvements d'orientation. Mais les botanistes réservent le mot Tropismes pour les mouvements des organismes fixés ((Plantes) et le mot Tactismes pour les mouvements des organismes libres (Algues mobiles, par exemple).

Les biologistes confondent le plus souvent ces deux notions, considérant que rien d'essentiel ne les distingue.

L'extension de la notion de Tropismes à l'ensemble des êtres vivants est due à J. Loeb. Sa théorie, comme nous le verrons dans la suite de ce travail, essaie d'identifier les mouvements d'orientation des animaux et ceux des végétaux. C'est la plus célèbre, comme la plus discutée, de toutes les théories des Tropismes.

Les travaux de Loeb et des biologistes qui l'ont suivi ont abouti à distinguer de nombreuses sortes de Tropismes, caractérisées par l'agent externe physique ou chimique qui les provoque. Tels sont:

le *Phototropisme* ou tropisme causé par la lumière;

l'*Hydrotropisme* ou tropisme causé par l'humidité;

le *Géotropisme* ou tropisme causé par la pesanteur;

le *Galvanotropisme* ou tropisme causé par l'électricité;

le *Thermotropisme* ou tropisme causé par la chaleur;

le *Rhéotropisme* ou tropisme causé par les courants d'eau;

l'*Anémotropisme* ou tropisme causé par le vent;

le *Stéréotropisme* ou tropisme causé par les parois des solides;

et les *Chimiotropismes* de toute espèce, tropismes causés par les divers agents chimiques.

De toutes ces réactions, les mieux étudiées sont celles du Phototropisme. Il y a de nombreuses raisons à celà. Voici, à notre avis, les principales:

1° La lumière est, de tous les agents physiques, celui que l'on peut faire agir avec le plus de précision et le moins de brutalité.

2° Le phototropisme est le tropisme le plus général et le plus facilement observable.

3° Il est aussi le tropisme le plus typique, le moins douteux: on peut se tromper sur la nature apparemment géo-

tropique, chimiotropique ou galvanotropique d'une réaction (le rassemblement d'animaux aquatiques à la surface de l'eau, est-il dû à du géotropisme « négatif » ou à de l'aérotropisme « positif » ? le rassemblement des animaux à l'anode ou à la cathode est-il dû à du galvanotropisme ou à des chimiotropismes causés par les produits de l'électrolyse ?) ; mais on ne peut guère se tromper sur la nature phototropique d'une orientation et d'un déplacement vers une source lumineuse.

4° Enfin, le phototropisme est le plus important des tropismes pour la biologie générale et la philosophie générale. D'une part, la lumière a une importance considérable pour la vie ; d'autre part, le phototropisme est la manifestation la plus simple, donc sans doute la plus primitive, des fonctions motrices liées à la photoréception. Or, la photoréception a une importance exceptionnelle dans le développement du psychisme animal. On comprend donc que les philosophes, comme les psychologues et les biologistes, se soient intéressés surtout à ces réactions qui sont peut-être la source des réactions perceptives visuelles.

Bien qu'abondamment étudiées, les réactions phototropiques posent des problèmes qui ne sont pas encore tous résolus. D'ailleurs la quantité considérable des travaux qui ont été entrepris pour répondre à ces questions constitue une difficulté véritable pour qui tente de « faire le point », c'est-à-dire de montrer quels sont les problèmes que l'on peut considérer comme résolus à l'heure actuelle, quels sont ceux qui ne le sont pas, et ce qui reste à faire pour les résoudre.

Néanmoins, il nous semble que l'accord peut se faire sur deux problèmes principaux, qui sont au cœur même de la question du phototropisme (et de tous les tropismes, en général) :

1° Les réactions d'orientation et de locomotion causées chez les animaux par la lumière, décrites par Loeb sous le nom de « phototropisme animal » sont-elles exclusivement dues, comme le veut cet auteur, au jeu de facteurs physico-chimiques identiques chez tous les êtres vivants ? Ou bien,

doit-on faire intervenir aussi, pour expliquer ces réactions, l'action de facteurs proprement physiologiques, c'est-à-dire de certains *proprium quid* dépendant de la structure et de l'organisation spécifiques des formes vivantes?

Ce problème est à la fois d'ordre biologique et d'ordre philosophique: biologique, car sa solution doit être demandée à l'expérience; philosophique, car il tire son origine de la vénérable querelle métaphysique du mécanisme et du vitalisme.

2° Les réactions phototropiques sont-elles adaptatives ou ne le sont-elles pas? L'animal est-il conduit vers la lumière ou vers l'ombre par ses besoins et son intérêt, guidé par la conscience qu'il en a? Ou bien est-il littéralement mû par la lumière et se dirige-t-il aveuglément vers une certaine région de l'espace environnant où il ne rencontrera que par hasard des conditions favorables à sa vie?

Ce problème est avant tout d'ordre psychologique: « L'angle sous lequel le psychologue envisage les animaux (y compris l'Homme), dit CLAPARÈDE, c'est celui de la réactivité personnelle; le propre de la vie mentale, c'est d'adapter les actes aux circonstances ambiantes de façon à placer l'individu dans les conditions les plus favorables de vie. Lorsque des corps ne présentent plus ce phénomène d'adaptation, mais au contraire lorsqu'ils sont complètement assujettis aux forces ambiantes, lorsqu'ils en sont complètement le jouet, ils n'intéressent plus le psychologue parce qu'ils sont en dehors du domaine que celui-ci cultive » (1).

Sans doute, il est permis d'avoir une autre conception de la psychologie que CLAPARÈDE (ce n'est pas le choix qui nous manque!). Cependant on conviendra qu'il n'y a pas, pour le psychologue, de question plus importante, au sujet du phototropisme, que celle du caractère adaptatif de ces réactions.

A ces deux problèmes principaux, nous croyons que l'on peut répondre aujourd'hui de la manière suivante, en s'appuyant sur des faits précis et dûment contrôlés:

(1) *VI^e Congrès International de Psychologie*. Genève, 1909, p. 345.

1° *Les réactions phototropiques ne sont explicables que si l'on fait intervenir des facteurs physiologiques.*

2° *Les réactions phototropiques ne sont pas, psychologiquement, toutes de même ordre; les unes, réactions négatives, où l'animal fuit la lumière, sont adaptatives, car l'animal cherche à se réfugier à l'ombre; les autres, réactions positives, où l'animal semble rechercher la lumière, sont des impulsions aveugles, non-adaptatives, échappant à la loi de l'intérêt.*

Nos analyses critiques des principales théories du phototropisme mettront, nous l'espérons, nettement en relief ces idées essentielles.

Cette étude des théories du phototropisme nous conduira à faire certaines constatations d'ordre épistémologique. Nous montrerons que les biologistes ont construit en premier lieu des *théories anthropomorphiques* (explication des réactions par des préférences, des désirs, des aversions, etc.); puis des *théories mécanistes* (explication des réactions par des facteurs exclusivement physico-chimiques); et enfin, des *théories physiologiques* (explication des réactions par les propriétés fonctionnelles de certaines structures).

Ces trois étapes jalonnent la voie que suit habituellement l'objectivation du savoir dans tout problème biologique: les premières idées sont suggérées par des analogies avec nos propres actions; puis vient un moment où l'on juge que cette attitude n'est pas assez « objective »; on veut alors tout expliquer par des mécanismes physico-chimiques et on tombe dans l'excès contraire; on ne veut plus voir dans l'être vivant que ce qu'il a de commun avec les phénomènes de la matière inerte; enfin, la pensée finit par se stabiliser, après avoir plus ou moins longtemps oscillé entre les deux positions extrêmes, en une position intermédiaire où elle conçoit l'animal comme un tout organisé, comme un individu, et ses réactions, d'une part comme étant irréductibles, dans leur totalité, à des facteurs physico-chimiques, et d'autre part comme étant néanmoins très différentes des nôtres, bien que la connaissance précise de celles-là puisse

éclairer d'un jour singulier l'origine et l'évolution de celles-ci.

En outre, nous verrons que l'analyse des comportements des animaux inférieurs nécessite l'emploi de *notions psychologiques*. Le mot « psychologique » n'est pas pris ici dans son sens habituel et ne désigne pas des « états de conscience », mais des « types de réactions ». C'est avec juste raison, croyons-nous, que les mécanistes ont reproché aux premiers théoriciens de vouloir deviner les « états de conscience » des animaux qu'ils étudiaient et de tenter d' « expliquer » à l'aide de ces notions les réactions de ces animaux. Cependant les mécanistes ont eu le tort de penser que toute notion psychologique était superflue et, de plus, antiscientifique. En réalité, des notions psychologiques sont indispensables pour distinguer entre les différentes sortes de réactions que présentent les animaux; et, d'autre part, ces notions ne peuvent être conçues que par analogie avec les notions de la psychologie humaine; ce sont là deux points essentiels, sur lesquels nous aurons souvent l'occasion d'insister au cours de nos exposés critiques des théories du phototropisme animal.

Mais caractériser et classer des types de réactions, ce n'est pas les « expliquer ». Et, d'explication scientifique, ou positive, on n'en voit point d'autre que celle qui consiste à rattacher les éléments des réactions en question à l'activité de certains organes; autrement dit, on ne voit point d'autre explication scientifique que l'explication physiologique. Telle est à peu près l'attitude que tendent à adopter la plupart des auteurs récents.

Nous tenons à préciser, avant d'entrer dans le vif de notre sujet, que nous n'avons pas l'intention de refaire un historique de la question du phototropisme animal et d'exposer les innombrables recherches que cette question a suscitées. Car il existe déjà de très bons exposés de cette sorte (2). Nous ne chercherons qu'à retracer l'*évolution*

(2) Nous pouvons citer, en dehors des ouvrages de Loeb et de Jennings, ceux de G. Bohn, *La Naissance de l'Intelligence*; S.-O. Mast, *Light and the Behavior of Organisms*; M. Manquat, *Les Tropismes devant le comportement*

des idées des biologistes au sujet de la nature et du déterminisme des réactions phototropiques, ne nous attachant qu'à l'analyse et à la critique des principales théories qui caractérisent les trois étapes dont nous venons de parler, et montrant comment elles conduisent inévitablement aux solutions que nous avons indiquées.

L'essentiel, dans une question controversée comme celle du phototropisme, est, à notre avis, de voir clair. Il importe donc moins, à l'heure actuelle encore, d'entasser des faits d'observation nouveaux, que de tirer de certains faits bien connus et de grande importance théorique tous les enseignements qu'ils comportent.

animal; M. Goldsmith, *La Psychologie comparée*; M. Rose, *La question des Tropismes.*

CHAPITRE PREMIER

LES RECHERCHES ANTÉRIEURES A LOEB (1890)

C'est un fait d'observation courante que la lumière « attire » ou « repousse » de nombreux animaux. On a remarqué depuis fort longtemps que certains Insectes (Papillons de nuit, par exemple) sont attirés par les rayons lumineux avec une telle force qu'ils vont se brûler les ailes dans la flamme, tandis que d'autres (les Punaises des lits, par exemple) fuient la lumière et semblent redouter son action. Depuis la plus haute antiquité on sait pêcher à la torche ou à la lanterne les Grenouilles et les Poissons que la lumière attire.

Ce n'est cependant que vers le milieu du XVIII[e] siècle que débutent les observations « scientifiques » de ces phénomènes. RÉAUMUR les étudie en plusieurs passages de ses « Mémoires pour servir à l'Histoire des Insectes », et fait à leur sujet quelques remarques très intéressantes dont nous verrons plus loin l'importance théorique: « Il est singulier, dit-il par exemple, que les papillons qui fuient la lumière du jour soient précisément ceux qui se rendent dans les chambres éclairées et autour d'une lumière qu'on porte dans les jardins. Mais j'ai remarqué que ce ne sont pas généralement tous les Phalènes que la lumière attire, que ceux qui s'y rendent sont presque toujours les mâles » (1).

Et encore: « S'il est singulier que les espèces de Papillons qui ne volent que la nuit, qui semblent fuir le jour, soient précisément celles qui viennent chercher la lumière jusque dans nos appartements, il le doit paraître encore

(1) RÉAUMUR, *Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes*, vol. I, p. 261-262.

davantage que ces Ephémères qui ne doivent naître qu'après que le soleil est couché et le jour tombé, qui ne doivent pas même voir le lever de l'aurore, aient un amour si marqué pour ce qui est lumineux » (2).

Mais le caractère paradoxal de cette attirance causée par la lumière s'accentue encore dans cette dernière remarque de RÉAUMUR: « Nos Ephémères, note-t-il, *qui paraissent aimer et chercher la lumière d'un flambeau, n'ont pas apparemment des yeux faits pour la soutenir;* elles doivent naître pendant la nuit, et la lueur qui est répandue alors dans l'air, trop faible pour nos yeux, est probablement celle qui convient le mieux à ces mouches pour voir les objets qu'elles ont besoin de discerner: un plus grand degré de lumière les éblouit, et les met hors d'état de distinguer les uns des autres les différents corps; aussi viennent-elles les frapper en volant, elles ne savent pas les éviter en changeant de route... » (3).

Ainsi, cet « amour » extraordinaire pour la lumière que manifestent les Phalènes et les Ephémères leur est non seulement inutile, mais encore le plus souvent nuisible.

RÉAUMUR a décrit avec précision l'une de ces réactions à la lumière, le vol en cercle des Ephémères autour d'un flambeau: « La lumière de ce flambeau occasionnait et mettait à portée de voir un spectacle tout autre que celui d'une pluie qui tombe; on en était enchanté dès qu'on l'avait aperçu. Tous ceux qui étaient avec moi, même les gens les plus grossiers, mes domestiques, ne se lassaient pas de le considérer. On n'a jamais fait de sphère, quelque compliquée qu'on l'ait faite, fournie d'autant de cercles qu'on voyait de zones qui avaient la lumière pour foyer: il en paraissait des infinités qui se croisaient en tous sens, qui étaient dans toutes les inclinaisons imaginables les unes par rapport aux autres, et qui étaient plus ou moins excentriques. Chaque zone était faite d'une file continue d'éphémères et semblait un galon d'argent contourné en cercle et profondément découpé... Chacune de ces mouches, après

(2) *Ibid.*, vol. VI, p. 484-485.
(3) *Ibid.*, vol. VI, p. 498.

avoir décrit une ou deux orbites, tombait à terre, ou dans l'eau, mais sans s'être brûlée auparavant » (4).

Trembley, vers le même temps, étudiant la vie des Hydres d'eau douce, fit également quelques observations sur les réactions de ces animaux à la lumière (5). Certaines de ses expériences sont intéressantes par elles-mêmes, mais elles ne font faire aucun progrès sensible à la question.

Il faut attendre encore un peu plus d'un siècle pour voir se développer d'une manière systématique les recherches expérimentales. Les premières sont dues à P. Bert, de 1869 à 1878. Le but de cet auteur n'était d'ailleurs pas de pénétrer le déterminisme des réactions des animaux « lucicoles » et « lucifuges », mais seulement d'utiliser ces réactions pour déterminer les propriétés physiologiques de l'appareil visuel de ces animaux et, surtout, sa sensibilité aux diverses radiations spectrales. Néanmoins, il est conduit à faire des remarques très importantes sur la nature même des réactions motrices des animaux à la lumière.

En 1869, il étudie le « phénomène si remarquable de venir à la lumière » que présentent de petits Crustacés d'eau douce, les Daphnies (6). Et il croit pouvoir conclure de ses expériences :

1° que les Daphnies voient tous les rayons lumineux que nous voyons nous-mêmes ;

2° que les Daphnies ne voient aucun des rayons lumineux que nous ne voyons pas nous-mêmes ;

3° que la région la plus lumineuse du spectre est, pour les Daphnies, la même que pour nous.

Il s'ensuit, pense P. Bert, que l'appareil visuel des Daphnies a les mêmes propriétés physiologiques que le nôtre, et que, très probablement, ces propriétés se retrouvent partout, dans tous les appareils visuels de toutes les formes animales.

Ces mêmes expériences servent à P. Bert à formuler une hypothèse sur la nature de l'attraction des animaux

(4) *Ibid.*, vol. VI, p. 484-485.

(5) Trembley, *Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce*, etc..., Leyde, 1744.

(6) P. Bert, *Sur la question de savoir si les animaux voient les mêmes rayons lumineux que nous. Archiv. de Physiol. norm. et pathol.*, 1869.

par la lumière. Dans son article de 1869, il remarque que les Daphnies se rassemblent dans la région la plus lumineuse du spectre (le jaune-vert) « comme feraient une masse d'hommes qui, éclairés par un spectre immense et, voulant lire un livre, par exemple, s'approcheraient tous du jaune et s'éloigneraient du violet ».

En 1878, il revient sur cette idée que les animaux se rassemblent dans les radiations qui leur permettent le mieux de voir. Mais il ajoute que tous les animaux ne se comportent pas comme les Daphnies et que certains se rassemblent de préférence soit dans le bleu (petites araignées Epeires sortant du cocon), soit dans le rouge (animaux dits lucifuges, Limaces, Cloportes, Myriapodes) (7).

Ainsi tous les animaux vont vers la lumière, ou plus exactement vers certaines lumières. On parle souvent d'animaux lucifuges, d'une manière absolue. Mais, en ce sens, c'est un terme impropre. Un animal n'est lucifuge que dans certaines conditions, quand il est exposé à l'action d'une lumière qu'il ne peut supporter: « Cette recherche de la lumière par les animaux est, pour le dire en passant, un fait général. On a tort de parler, comme on le fait, d'animaux *lucifuges;* tous vont vers la lumière; c'est une question d'intensité. Ainsi des Limaces grises, des Blattes, des Ténébrions, tous animaux dits lucifuges, si on les place dans une boîte absolument obscure, sauf dans un coin où quelques piqûres d'épingle laissent arriver une faible lueur, se dirigent bientôt vers celles-ci. Mais une forte lumière les fait fuir, comme la pleine lumière du soleil nous ferait fuir nous-mêmes » (8).

Bref, pour P. Bert, si l'animal recherche la lumière, c'est pour mieux voir, tout comme nous. S'il la fuit, c'est parce qu'elle l'importune, également comme nous.

J. Lubbock fit entre 1880 et 1890 (9) de nombreuses expériences sur les Daphnies et les Fourmis. Ses idées directrices étaient les mêmes que celles de P. Bert. Les

(7) P. Bert, *Influence de la lumière sur les êtres vivants. Revue Scient.*, 1878, vol. 21, p. 989.

(8) *Ibid.*, p. 989.

(9) J. Lubbock, *Les sens et l'instinct chez les animaux*, et: *Fourmis, Abeilles et Guêpes.*

résultats qu'il obtint confirmèrent en gros les conclusions de ce dernier, sauf sur ce point que les Daphnies et les Fourmis sont extrêmement sensibles à l'ultra-violet, qu'elles fuient plus que tout autre radiation spectrale.

V. GRABER part de principes nettement différents. Dans ses ouvrages, qui datent de 1883 et 1884, il envisage, pour expliquer les réactions motrices des animaux aux lumières, l'existence de ce que nous appellons aujourd'hui des « tonalités affectives ». Pour qu'une lumière ou une couleur donnée, cause, dit-il, une réaction motrice, il faut: 1° qu'elle détermine un sentiment (*Gefühl*) qui soit agréable ou désagréable (*Lust, Unlust*); 2° que les affections ainsi éprouvées par l'animal, déterminent des réactions motrices, l'animal recherchant ou fuyant la lumière selon le cas (10). Evidemment, toutes les lumières ne causent pas nécessairement de réactions motrices; il en est qui ne provoquent aucun sentiment; il en est qui provoquent des sentiments trop faibles. Mais dès qu'une réaction se produit sous l'influence de la lumière. elle révèle, par ses caractéristiques, la nature et la force du sentiment dont elle dépend.

Ainsi donc, pour GRABER, si un animal recherche une certaine lumière, ce n'est pas parce qu'il veut mieux voir, c'est parce que cette lumière lui est plus agréable que l'obscurité ou qu'une autre lumière. Par contre, s'il la fuit, c'est, pour GRABER comme pour ses prédécesseurs, parce que l'excitation qu'elle produit en lui est désagréable ou douloureuse.

Les résultats des recherches de GRABER sont très importants: 1° Les animaux dits lucifuges (ou « leucophobes » selon GRABER) recherchent de préférence le rouge ou les radiations à grande longueur d'onde, et délaissent le violet ou les ondes courtes; 2° les animaux lucicoles (ou « leucophiles ») recherchent au contraire le violet ou le bleu et délaissent le rouge; 3° les animaux aveugles, mais possédant une sensibilité dermatoptique, donnent les mêmes réactions que les animaux oculés, ce qui indique *le rôle prépondérant, et peut-être essentiel, de la sensibilité der-*

(10) V. GRABER, *Grundlinien zur Erforschung*, etc..., p. 26.

matoptique dans ces réactions; 4° l'excitation du sens dermatoptique n'est pas d'ordre thermique, mais d'ordre photochimique, comme l'excitation des cellules rétiniennes (11); car les animaux qui réagissent différemment à à deux couleurs comme le rouge et le violet se montrent totalement insensibles aux différences de température correspondant aux quantités de chaleur produites par ces deux radiations.

Nous montrerons par la suite l'intérêt des faits découverts par GRABER.

*
* *

Pour l'instant, il nous faut tirer de tous ces travaux quelques idées générales et quelques appréciations d'ensemble.

Tout d'abord, nous constatons que *toutes ces recherches sont dominées par des idées ou des notions empruntées au psychisme humain.*

RÉAUMUR lui-même remarque le caractère paradoxal des réactions des Ephémères et des Phalènes précisément parce qu'il ne lui paraît pas concevable qu'un animal ne recherche pas les lieux ou les conditions les plus favorables à l'exercice de ses fonctions. En bon observateur, il note soigneusement ce fait, qui pose un problème.

Mais ses successeurs oublient tous ce fait, ou le négligent, et adoptent le postulat suivant, qui, à première vue, semble évident: *toutes les réactions des animaux leur sont dictées par leurs intérêts momentanés.*

Il n'y a plus qu'à deviner ces intérêts pour expliquer ces réactions. Pourquoi les hommes recherchent-ils la lumière en général? Pour mieux voir évidemment, ou parce qu'il est plus agréable de voir autour de soi que de ne rien voir. D'autre part, il n'est pas douteux que certaines lumières aient sur notre affectivité et notre activité une influence: il est des couleurs agréables et des couleurs désagréables, des couleurs excitantes et des couleurs déprimantes. Transportons, par la pensée, ces états de conscience

(11) *Ibid.*, p. 309-310.

chez l'animal, et nous établirons sans peine les raisons de ses préférences. Nous n'aurons même souvent que l'embarras du choix.

Ces raisonnements par analogie ne valent évidemment pas grand chose. Ils consistent à considérer comme foncièrement identiques deux faits qui n'ont peut-être entre eux que des analogies lointaines ou superficielles: le fait, pour un homme, d'aller vers une lumière, et le fait, pour un animal, d'agir de la même façon. Si le premier de ces faits nous est bien connu et si, dans certains cas au moins, sa signification n'est pas douteuse, il n'en va pas de même pour le second: car, en réalité, nous ignorons encore presque tout des multiples besoins des animaux, surtout des animaux inférieurs. Nous ne pouvons les apprendre que par l'expérience. Ce n'est donc pas faire œuvre scientifique que de les présupposer pour instituer des expériences et pour interpréter celles-ci.

Il n'y a qu'un cas où les analogies des réactions humaines et des réactions animales semblent étroites: c'est le cas des réactions de fuite. Quand un homme ou un animal fuit la lumière, ou une certaine lumière, il est presque impossible de douter que c'est parce qu'elle lui est insupportable. Ce caractère peut d'ailleurs dépendre de causes très diverses. Néanmoins, chez la plupart des animaux inférieurs, au psychisme peu développé, la cause de cette réaction est très probablement unique: c'est une certaine *gêne physique*. Si l'animal fuit la lumière, c'est qu'elle l'irrite ou l'éblouit. Sur ce point, P. Bert, J. Lubbock et V. Graber sont d'accord. Et nous verrons, à mesure que nous avancerons, cette idée s'affirmer de plus en plus.

Ainsi donc, les seules conclusions, touchant les causes ou les facteurs des réactions locomotrices des animaux à la lumière, qu'auraient dû tirer de leurs expériences les auteurs précités, sont celles-ci: les animaux fuient la lumière quand ils n'en peuvent supporter l'action; mais, pourquoi vont-ils vers la lumière dans certaines circonstances, c'est ce que nous ne savons pas du tout.

Au contraire, ne le sachant pas, tous ces auteurs ont essayé de le deviner, à l'aide de notions empruntées, au

petit bonheur, au psychisme humain. Ils n'ont réussi, ce faisant, qu'à obscurcir la question et qu'à faire tomber dans l'oubli les résultats souvent substantiels de leurs expériences.

Il était impossible qu'on ne s'aperçût point de ces erreurs de méthode. C'est ici qu'éclate le grand mérite de Loeb. Ses œuvres et sa polémique avec ses contradicteurs contribuèrent beaucoup à nous débarrasser des analogies préconçues et des interprétations anthropomorphiques.

CHAPITRE II

LA THÉORIE DU PHOTOTROPISME DE LOEB

En 1888, J. Loeb commence ses études sur les tropismes des animaux. Son premier ouvrage important sur cette question: *Der Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen,* date de 1890. C'est donc aux environs de cette année que débute ce que nous pouvons appeler la *période loebienne* des recherches sur les réactions des animaux à la lumière. Il est impossible, par contre, d'en situer avec exactitude la fin, car, d'une part, la théorie de Loeb, bien qu'âprement combattue, a toujours ses partisans, et, d'autre part, son influence se fait sentir encore dans les travaux mêmes de ses adversaires.

I. — Origine de la théorie générale des tropismes de Loeb

Des idées métaphysiques ont dominé toutes les recherches de Loeb sur le comportement des animaux. Des raisons techniques l'ont porté à étudier d'abord les réactions des animaux inférieurs et en particulier celles qu'il a dénommées les tropismes.

Loeb est mécaniste ou matérialiste autant qu'il est possible de l'être. Ses idées métaphysiques semblent s'être affirmées de bonne heure. Il nous déclare lui-même qu'elles l'ont guidé dès le début de sa carrière scientifique (1).

Or, il y a deux notions qu'emploient volontiers les biologistes (certains d'entre eux tout au moins) et les psychologues de la vie animale: ce sont les notions de *volonté* et

(1) *VI^e Congrès International de Psychologie*, p. 357.

d'*instinct*. Voici comment il les définit : « Nous disons qu'il y a « instinct » quand un animal accomplit, d'une façon qui semble inconsciente, des mouvements nécessaires ou utiles pour la conservation de l'individu ou pour celle de l'espèce ; nous disons qu'il y a « volonté » quand les mêmes mouvements sont accomplis d'une façon qui nous semble consciente » (2).

Ces deux notions lui ont paru cacher des pièges dangereux pour la pensée scientifique. Bien loin de les considérer comme ce qu'elles sont en réalité — c'est-à-dire de simples rubriques dans lesquelles nous classons certains types d'actions —, il les a vues sous l'aspect d'inventions mensongères destinées à masquer traîtreusement la réalité. De véritables démons à exorciser.

La notion de volonté surtout semble lui avoir donné la fièvre. Il avait lu les ouvrages de SCHOPENHAUER et de von HARTMANN et il en avait retenu l'idée que la volonté est pour ces philosophes une sorte de force animant la matière, lui insufflant la vie, et qu'elle est le principe général de toute existence et de toute action.

Qu'a-t-il fait alors ? Il a cherché à résoudre à sa manière le « problème de la volonté », en montrant que cette force mystérieuse n'existe pas et que les actions des êtres vivants peuvent s'expliquer entièrement par le jeu de forces physiques que l'expérience nous permet de connaître.

C'est ce qu'il appelle « la solution scientifique du problème de la volonté » : « La solution scientifique du problème de la volonté semble consister à trouver les forces qui déterminent les mouvements des animaux et à découvrir les lois selon lesquelles ces forces agissent » (3).

Autrement dit, le psychologue doit se débarrasser de ce concept qui fait de l'animal un organisme doué d'une certaine spontanéité de mouvement, produite par des causes internes inaccessibles à l'observateur ; il doit considérer l'être vivant comme un corps quelconque, ou un assemblage de corps, donc comme une machine inerte mue exclusivement par des forces externes. L'ensemble des « lois

(2) LOEB, *La dynamique des phénomènes de la vie*, p. 9.
(3) LOEB, *La conception mécanique de la vie*, p. 45.

selon lesquelles ces forces agissent » sur ces machines doit constituer une science que LOEB appelle « la Dynamique de la matière vivante ».

Or, ces forces physiques — et leurs lois — sont beaucoup plus faciles à découvrir dans le comportement des animaux inférieurs que dans celui des animaux supérieurs. Et nous arrivons aux raisons techniques dont nous avons parlé plus haut.

LOEB nous dit (4) que le point de départ de ses études de psychophysiologie fut les recherches de MUNK (5) sur l'écorce cérébrale. MUNK disait qu'il était parvenu à localiser des centres de souvenirs dans l'écorce cérébrale du chien. LOEB reprend cette question et l'étudie pendant cinq ans. Ses propres recherches lui montrent que MUNK s'est trompé et il constate, d'une manière générale, que la méthode des « opérations cérébrales » ne peut donner que des résultats d'ordre anatomique (liaisons des nerfs dans le système nerveux central) et qu'elle ne vaut rien pour l'étude de la « dynamique des processus cérébraux ».

Le seul moyen, pense alors LOEB, de découvrir les lois de cette dynamique est d'étudier dans le comportement des animaux, c'est-à-dire la manière dont ils réagissent aux stimuli extérieurs, le rôle ou l'action propre de leurs centres encéphaliques.

Mais les actions des animaux supérieurs sont bien compliquées et des résultats généraux sont difficiles à obtenir dans l'étude de leur comportement. Pourquoi? Précisément à cause de la *mémoire*. Les actions des animaux supérieurs dépendent en effet considérablement des influences antérieures auxquelles ils ont été soumis. Ces influences sont les causes de la variabilité extrême des comportements des individus.

Au contraire, chez les animaux inférieurs, la mémoire n'est que peu, ou même pas du tout, développée. Les lois de la dynamique de la matière vivante doivent se manifes-

(4) *Ibid.*, p. 44.

(5) Il s'agit de Hermann MUNK (1839-1912), professeur à Berlin, auteur d'un ouvrage intitulé : « *Ueber die Funktionen der Grosshirnrinde* », Berlin, 1881.

ter dans leur comportement à l'état pur; des influences antérieures ne viennent pas perturber ici la relation simple qui doit exister entre l'action du stimulant externe et la réaction motrice. C'est donc par l'étude du comportement de ces animaux que doit débuter la psychologie comparée (6). Il ne sera guère plus difficile de découvrir les lois physico-chimiques des mouvements des animaux inférieurs qu'il n'a été difficile de trouver les lois du mouvement des planètes, lesquelles, ajoute-t-il, ne manifestent point d'intentions volontaires quand elles parcourent leurs orbites et ne possèdent pas non plus de mémoire.

Dès 1888, il s'attaque à l'une des réactions les plus simples, dont des travaux, récents à cette époque, avaient montré la généralité: le mouvement des animaux vers la lumière.

C'était là véritablement un problème de choix: l'attraction des animaux par la lumière semble être un phénomène naturel fondamental, comme l'est, dans un autre domaine, l'attraction universelle; si l'on pouvait en fournir une explication purement physico-chimique, on porterait un coup mortel aux conceptions anthropomorphiques fondées sur les notions inadmissibles d'intérêt ou de volonté.

Toujours poussé par l'idée de lois dynamiques générales, Loeb conçoit alors, en lisant les ouvrages de J. v. Sachs (7) sur l'héliotropisme végétal, l'idée que les réactions des animaux à la lumière pourraient bien être identiques à celles des végétaux soumis à l'action du même agent physique, c'est-à-dire pourraient bien être régies par les mêmes lois et s'expliquer de la même manière.

Sachs donnait trois lois principales de l'Héliotropisme végétal:

1° *La loi des excitations symétriques.* — Les plantes se courbent vers la lumière quand elles sont atteintes de côté par celle-ci, jusqu'à ce que leur axe longitudinal soit dans la direction des rayons. A ce moment, les diverses parties

(6) Loeb, *La conception mécanique*, etc..., p. 44.
(7) Sachs, *Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie*, Leipzig, 1887.

de leur surface externe, symétriques par rapport à leur axe longitudinal, reçoivent une quantité égale de lumière. Auparavant il n'en était pas de même, le côté éclairé recevant plus de lumière que le côté à l'ombre. C'est cette différence d'éclairement qui provoquait la courbure de la tige. Il doit donc y avoir chez les Plantes des éléments sensibles périphériques, symétriques par rapport à l'axe de la tige, et dont l'excitation tend à provoquer des courbures. Quand toutes ces excitations se compensent, la réaction cesse. L'orientation des plantes causée par la lumière dépend donc de deux facteurs physiques : la structure morphologique et la direction des rayons lumineux.

2° *La loi de l'efficacité des radiations les plus réfrangibles.* — Ce sont les radiations violettes qui causent les plus grandes courbures. Les radiations rouges n'agissent que très peu ou pas du tout. L'orientation héliotropique n'est donc pas un phénomène de croissance, car les radiations rouges sont celles qui ont le plus d'importance pour l'assimilation chlorophyllienne.

L'excitation, dans l'héliotropisme, est d'ordre photochimique ; elle cause une modification de l'extensibilité ou de la contractilité des cellules ; c'est-à-dire un phénomène moteur.

3° *La loi de l'excitation continue à intensité constante.* — Ce ne sont pas des variations de l'intensité lumineuse qui provoquent les processus d'orientation. La lumière agit sur les réactions photochimiques d'une manière constante, comme la température. L'excitation est, dans l'héliotropisme, un phénomène continu, la réaction motrice également.

D'autre part, les recherches de STRASSBURGER (8), en 1878, tendaient à établir que les réactions des Algues mobiles à la lumière suivent les mêmes lois que les réactions des Plantes fixées (efficacité des radiations bleues et violettes).

(8) STRASSBURGER, *Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen*, Iena, 1878.

Ainsi donc, le souci d'éliminer la notion de volonté du comportement animal, l'espoir de découvrir les lois dynamiques de la matière vivante, l'absence de mémoire chez les animaux inférieurs, la généralité du phénomène de l'attraction des animaux inférieurs par la lumière, sont autant de raisons qui poussaient Loeb à tenter une explication physico-chimique d'un tel phénomène.

Et précisément il existait une théorie purement physico-chimique de l'Héliotropisme végétal. Loeb était donc naturellement amené à concevoir son explication de l'attraction des animaux sur le modèle de cette théorie, c'est-à-dire, en un mot, à créer le concept d'un *phototropisme animal* qui fasse pendant à l'héliotropisme végétal.

II. — La notion et la théorie du phototropisme animal selon Loeb

Rappelons d'abord que, pour les auteurs dont nous avons précédemment exposé les recherches, les réactions motrices des animaux à la lumière sont le fait d'impulsions ou de répulsions de nature affectivo-motrice. Ces auteurs n'ont donc cherché à déterminer que la raison du *sens* de ces réactions locomotrices, c'est-à-dire pourquoi tel animal recherche ou fuit telle lumière dans telles circonstances. Ils ont pensé vraisemblablement que l'orientation plus ou moins précise du corps de l'animal dans le champ lumineux, pendant ces réactions, était un phénomène d'intérêt secondaire ; et, en conséquence, ils ne se sont point attachés spécialement à l'étude de ces processus d'orientation.

Toute autre est l'attitude de Loeb. Il part de l'hypothèse que les réactions des animaux et celles des végétaux à la lumière sont essentiellement identiques. Or, chez les végétaux, l'héliotropisme est, selon Sachs, un *phénomène d'orientation axiale* dû à des différences d'éclairement des parties symétriques de la plante. Chez les animaux, il doit en être de même, pense Loeb, et la prétendue attraction ou répulsion, causée par la lumière, doit se résoudre à l'analyse en *processus d'orientation axiale* dus également à des différences d'éclairement des parties symétriques du corps de l'animal.

Il s'agissait donc de conduire cette analyse des réactions des animaux à la lumière de manière à bien mettre en relief les processus d'orientation en question et à leur attribuer le rôle essentiel.

Loeb y parvient en raisonnant ainsi :

1° Pour qu'un animal se dirige vers la lumière, il faut de toute nécessité qu'il se tourne d'abord vers cette lumière (Orientation) ; ensuite qu'il se déplace dans cette direction (Locomotion). Or, de ces deux éléments de la réaction totale, le premier seul est essentiel, pense Loeb, le second n'est que contingent. En effet, il existe, chez les animaux comme chez les végétaux, des formes libres et des formes fixées ; seules les premières peuvent se déplacer dans l'espace, changer de lieu ; mais toutes peuvent se tourner vers l'excitant lumineux, et toutes le font de la même manière. Il s'ensuit que ce sont les processus d'orientation qui constituent l'essentiel de ces réactions où les animaux semblent rechercher ou fuir la lumière.

« Dans les réactions héliotropiques des animaux qui se meuvent librement, dit Loeb, il y a deux phénomènes à distinguer : 1° les animaux s'orientent par rapport à la lumière ; 2° ils se groupent du côté de la source lumineuse ou du côté opposé. De ces deux phénomènes, *c'est le premier qui est essentiel ;* le second n'est qu'une conséquence accessoire » (9).

L'expression *phototropisme animal* est créée par Loeb pour désigner ces processus d'orientation. Elle ne s'applique donc qu'à ceux-ci ; elle ne désigne pas l'ensemble de la réaction motrice de l'organisme libre, faite de processus d'orientation et de processus de locomotion ; de même le mot tropisme, chez les botanistes, ne signifie rien de plus qu'orientation, comme nous l'avons déjà noté.

2° Mais dans les processus d'orientation eux-mêmes, il faut encore distinguer un phénomène principal et un phénomène secondaire. En effet, l'orientation de l'animal par rapport à la lumière peut se faire dans deux sens opposés : s'il s'oriente vers la source, on dit qu'il y a *phototropisme positif ;* s'il s'oriente en sens inverse, il y a *phototropisme*

(9) Loeb, *La dynamique des phénomènes de la vie*, p. 251.

négatif. Or, selon Loeb, l'*orientation axiale* du corps par rapport aux rayons lumineux se fait toujours de même quel que soit le *sens de l'orientation*. L'orientation axiale constitue donc le phénomène principal, le sens de l'orientation n'est qu'un phénomène secondaire.

Finalement, l'analyse, opérée par Loeb, des réactions motrices des animaux à la lumière, aboutit à distinguer les phénomènes suivants, que nous classons d'après l'importance que cet auteur leur accorde dans sa théorie :

1° L'*orientation axiale du corps* dans les rayons lumineux ; c'est le *phototropisme*, au sens loebien du mot, et c'est le phénomène essentiel ;

2° le *sens de cette orientation*, sens positif ou négatif, phénomène secondaire, lié toutefois nécessairement au premier ;

3° la *réaction locomotrice*, phénomène accessoire et indépendant des deux autres, et que l'on ne rencontre que chez les organismes libres.

Ainsi, l'animal se dirige vers la lumière, ou en sens inverse, non parce qu'il est « attiré » ou « repoussé » par elle, mais parce qu'il subit, du fait de l'action physique à laquelle il est soumis, certaines modifications qui l'orientent dans la direction des rayons lumineux. Cette orientation axiale devient le phénomène principal et fondamental dont il s'agira tout d'abord de déterminer le mécanisme ; quant au sens de l'orientation ou du déplacement et au déplacement lui-même, ce sont là des phénomènes de second plan, que l'on expliquera par la suite.

On voit donc que Loeb est conduit, par son hypothèse préliminaire, à poser le problème des réactions motrices des animaux à la lumière tout autrement que les anciens auteurs. A vrai dire, sa notion du « phototropisme animal » transforme complètement la question et en bouleverse toutes les données.

Quel est maintenant le mécanisme de cette orientation axiale ? A peu de chose près le même chez les animaux et chez les végétaux. La lumière cause, chez les végétaux, une modification de la *contractilité des cellules*, laquelle provoque une courbure de la tige du côté éclairé. De même,

chez les animaux, l'excitation lumineuse doit amener une *contraction des muscles des appendices locomoteurs* qui détermine une rotation de l'animal, dans le plan horizontal, du côté éclairé, d'où un changement de direction de sa marche. Ceci pour le phototropisme positif. Dans le cas du phototropisme négatif, la lumière provoque une contraction des muscles du côté à l'ombre.

Voici la description complète des phénomènes, selon LOEB : « Nous voyons donc que les mouvements de progression des organismes mobiles dépendent de la lumière exactement de la même façon que l'orientation et les mouvements de courbure des organismes fixés. Dans les deux cas, la lumière renforce l'état de contraction des organes contractiles qui déplacent le pôle oral vers le côté qu'elle frappe (héliotropisme positif) ou inversement (héliotropisme négatif). Cette influence de la lumière s'exerce plus fortement sur la région orale que sur le reste du corps. Dès que le pôle oral, et par suite le corps tout entier, sont orientés de telle sorte que le degré de tension des éléments contractiles soit égal des deux côtés du corps, il n'y a plus de raison (quant à la lumière) pour que l'animal change la direction de sa marche. Il s'approche ou s'éloigne de la source lumineuse, suivant qu'il appartient au type positif ou négatif. Nous ne savons pas encore *comment* la lumière agit sur l'état de contraction des muscles » (10).

Nous pouvons maintenant présenter les caractères généraux des réactions phototropiques définies par LOEB :

1° Ce sont des *mouvements forcés* (zwangsmässige Bewegungen, forced movements), c'est-à-dire des réactions aveugles, sans finalité, inadaptées. L'animal est conduit vers la lumière, ou dans la direction opposée, non parce qu'il aime la lumière ou parce qu'il la redoute, mais parce qu'il est orienté mécaniquement par elle. Il ne peut se soustraire à son action. Doué d'un phototropisme positif, il va vers la lumière comme embroché par ses rayons, sans se soucier des différences d'intensité lumineuse des régions qu'il traverse ; il lui arrive même de se brûler dans la flamme. Doué d'un phototropisme négatif, il ne s'écarte

(10) LOEB, *La dynamique des phénomènes de la vie*, p. 233.

pas non plus de la direction des rayons et continue imperturbablement sa route, même s'il doit passer de zones faiblement éclairées dans des zones où l'intensité lumineuse est plus forte.

2° Les deux facteurs principaux des réactions phototropiques sont la *direction des rayons* et la *symétrie de l'organisme*. Ce sont deux facteurs géométriques et physico-chimiques. Géométriques, car « direction » et « symétrie » sont des déterminations spatiales ; physico-chimiques, car l'action de la lumière sur les organes symétriques de part et d'autre du plan axial de l'animal est une action photochimique.

3° L'animal est donc une véritable machine automatique dont le mouvement est orienté suivant les *lignes de force* du champ énergétique dans lequel elle se trouve. D'où cette image bien connue qui exprime exactement la pensée de Loeb : les animaux phototropiques sont orientés par les rayons lumineux comme les grains de limaille de fer le sont par les lignes de force d'un champ magnétique.

D'où encore ce « modèle mécanique » qu'inventa Loeb pour illustrer sa théorie et qui fut même construit. Nous en empruntons la description à Goldsmith, qui la tient elle-même de la revue *Electrical Experimenter* (1915) : « C'est une boîte rectangulaire à trois roues, portant à l'avant deux lentilles condensatrices (les « yeux ») aux foyers desquelles sont placées des cellules de sélénium, photosensibles, qui sont reliées à un moteur et à des électro-aimants ; le moteur est en rapport avec les deux roues paires et les électro-aimants avec la roue impaire qui sert de gouvernail. Quand les deux lentilles sont éclairées par des faisceaux lumineux d'intensité égale, l'appareil se met en marche vers la source lumineuse ; quand une seule est éclairée, le gouvernail tourne et l'appareil se déplace en cercle jusqu'à ce que la seconde lentille reçoive la même quantité de lumière » (11).

Du point de vue physico-chimique, la théorie de Loeb est donc parfaitement admissible. Reste à savoir jusqu'à quel point elle s'applique à la réalité biologique.

(11) Goldsmith, *La psychologie comparée*, p. 122.

III. — Preuves expérimentales de la théorie de Loeb

Les faits que nous allons citer n'ont pas tous été découverts par Loeb. Une certaine partie d'entre eux l'ont été par ses disciples ou ses partisans, en particulier par G. Bohn. Mais tous ces faits ont été utilisés par Loeb, comme preuves expérimentales de sa théorie. On nomme quelquefois la théorie de Loeb théorie de Loeb et Bohn. C'est juste, car si Loeb a été le promoteur du mouvement, Bohn a contribué, pour une large part, à le soutenir.

Nous grouperons les principales preuves expérimentales

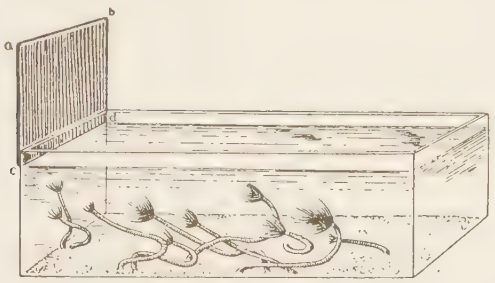

Fig. 1. — Orientation de formes animales fixées. (*Spirographis spallanzanii*)

D'après Loeb

de la théorie de Loeb sous quatre rubriques correspondant aux idées fondamentales que nous venons d'exposer :

1° Identité du phototropisme animal et du phototropisme végétal ;

2° Les réactions phototropiques sont des mouvements forcés, non-adaptatifs ;

3° Les lois photochimiques du phototropisme ;

4° La symétrie bilatérale.

1° *Identité du phototropisme animal et du phototropisme végétal.* — Il existe des formes animales fixées à un support, comme il y a des végétaux fixés au sol. Ces formes animales devaient tout naturellement fournir à Loeb un

lieu de passage entre les deux règnes pour montrer l'identité des réactions phototropiques ici et là.

Loeb s'est servi surtout de deux exemples: celui du *Spirographis Spallanzanii* (Ver tubicole) et celui de l'*Eudendrium racemosum* (Hydraire). Ces deux animaux s'orientent exactement comme des Plantes héliotropiques positives. Le Spirographe incline sa tête vers la lumière et le tube qui l'abrite finit par prendre, dans sa partie distale, la direction des rayons lumineux (fig. 1). Chez l'Eudendrium, les nouveaux pédoncules du polype croissent également dans la direction des rayons lumineux et l'aspect d'en-

Fig. 2. — Orientation de formes animales fixées (*Endendrium racemosum*)

D'après Loeb

semble de la colonie évoque remarquablement bien l'image d'une plante poussant vers la lumière (fig. 2).

Le cas d'Eudendrium est encore intéressant à un autre titre, car cette forme a des larves mobiles qui sont douées d'un phototropisme positif très net et se dirigent vers la lumière. Ainsi, « *le même organisme,* au stade libre de son développement, nage vers la lumière, et, vingt-quatre heures plus tard, se courbe vers la fenêtre à la façon d'une plante » (12).

Que les formes animales soient fixées ou qu'elles soient mobiles, on observe toujours une plus grande efficacité des rayons bleus ou violets que des rayons rouges ou jaunes sur leurs réactions: les formes fixées se courbent rapide-

(12) Loeb, *La dynamique des phénomènes de la vie,* p. 226-227.

ment et considérablement sous l'action des rayons bleus et sont insensibles aux rayons rouges; les formes libres nagent rapidement vers la lumière bleue, tandis que, dans la lumière rouge, elles restent immobiles ou nagent dans tous les sens, comme dans l'obscurité. C'est l'équivalent de la loi de SACHS sur l'*efficacité des radiations les plus réfrangibles*.

L'autre loi fondamentale de SACHS se retrouve aussi dans le phototropisme animal: c'est la *loi des excitations symétriques*. LOEB en donne deux preuves principales: l'orientation de l'animal par rapport à deux sources de

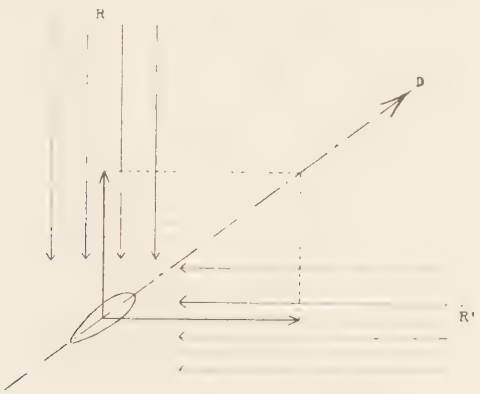

FIG. 3. — Loi des résultantes ou du parallélogramme des forces.

lumière, et les mouvements de manège des animaux aveuglés unilatéralement.

Un animal recevant des faisceaux de rayons parallèles provenant de deux sources et faisant entre eux un certain angle (fig. 3), ne se dirige ni vers l'une ni vers l'autre des deux sources, mais le long de la bissectrice de l'angle des deux faisceaux, si les deux sources ont la même intensité; le long de la diagonale du parallélogramme construit à l'aide de vecteurs dont la longueur est proportionnelle à l'intensité de l'une et l'autre source et dont la direction est celle de l'une et de l'autre faisceau de rayons, si les deux sources sont d'intensité différente. C'est la *loi des résultantes* ou du *parallélogramme des forces*. Elle régit d'ailleurs

aussi les réactions héliotropiques des Plantes fixées ou des Algues mobiles. Ainsi, chez les Végétaux comme chez les Animaux, la direction que prend l'organisme est telle que les points symétriques de la surface du corps soient atteints par les rayons sous un angle égal ou soient excités avec la même intensité.

Si l'on aveugle un animal d'un côté, par exemple, en couvrant d'un vernis noir l'un de ses yeux, et si l'on place cet animal dans la lumière diffuse, il tourne en cercle indéfiniment, du côté non-aveuglé s'il est normalement « phototropique positif » ; du côté aveuglé s'il est normalement « phototropique négatif » (fig. 4). Le rayon des cercles décrits est d'autant plus petit que la lumière est plus

Fig. 4. — Mouvements de manège d'animaux phototrophiques aveuglés d'un côté.

intense. C'est ce que l'on a appelé des *mouvements de manège*.

Que signifient ces mouvements ? que l'animal, ne pouvant plus recevoir, quelle que soit sa position, d'excitations symétriques égales, agit inégalement avec ses appendices locomoteurs symétriques. Il ressemble à un bateau qui tourne quand on rame plus énergiquement d'une rame que de l'autre. La direction de la marche de l'animal paraît donc bien réglée par les variations du tonus musculaire consécutives à l'excitation des organes photorécepteurs. Et ces variations de tonus sont précisément celles que demande la théorie, puisque chez l'animal positif aveuglé la contraction tonique est plus forte du côté excité que du côté aveuglé, ce qui ralentit la locomotion du côté excité, et que l'inverse se produit chez l'animal négatif.

Ainsi la loi des excitations symétriques de Sachs se vérifie dans le phototropisme animal.

Quant à la *loi de l'excitation continue,* Loeb suppose qu'elle s'applique également aux réactions phototropiques des animaux. Car, ces réactions n'étant dues qu'à des variations de tonus musculaire, qui sont des variations continues, l'excitation qui les produit doit être aussi un phénomène continu. Cette démonstration manque sans doute de preuves expérimentales. Néanmoins, le fait de l'orientation et de la progression des animaux dans des champs lumineux uniformes (faisceaux de rayons parallèles), montre bien que des variations brusques de l'intensité lumineuse ne sont pas nécessaires à la production de ces réactions.

Bref, tous les caractères essentiels du phototropisme végétal se retrouvent dans le phototropisme animal.

2° *Les réactions phototropiques sont des mouvements forcés, non-adaptatifs.* — Pour montrer que les réactions phototropiques des animaux ne sont pas déterminées par des impressions de bien-être ou de malaise et qu'il ne s'y manifeste aucune finalité adaptative, Loeb s'est servi de deux groupes de faits : des expériences prouvant que l'animal phototropique ne recherche pas des zones d'intensité lumineuse « optima », qu'il suit toujours la direction des rayons lumineux quel que soit l'éclairement des régions qu'il traverse ; des observations montrant que le phototropisme n'est d'aucune utilité pour la vie de l'animal, à moins que ce soit par hasard.

Une première expérience, que Loeb considère comme fondamentale, et qu'il a faite dès 1890 (13), consiste à mettre des chenilles de *Porthesia chrysorrhaea* dans un tube de verre éclairé par des rayons lumineux, venant à peu près de la même direction, mais déterminant dans le tube des régions différant considérablement entre elles par l'intensité de l'éclairement (fig. 5). L'extrémité du tube la plus éloignée de la source de lumière est la plus éclairée. Les chenilles, phototropiques positives, rampent de l'extré-

(13) Loeb, *Der Heliotropismus des Thiere,* etc..., ch. V.

mité la plus éclairée à l'extrémité la moins éclairée. Elles ne recherchent donc point la lumière, ou l'éclairement le plus fort. La direction de leur mouvement dépend exclusivement de la direction des rayons.

Inversement « on peut également prouver, pour les animaux phototropiques négatifs, qu'il est inexact de dire qu'ils « aiment l'ombre » et recherchent les endroits *les moins éclairés*. On place les larves près d'une fenêtre, sur

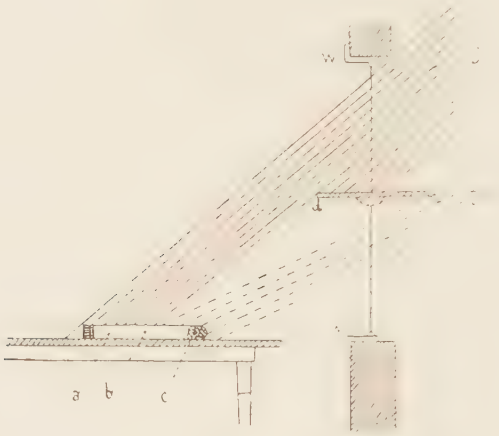

Fig. 5. — Phototropisme positif de chenilles de *Porthesia chrysorrhaea*.

w w, fenêtre ; d d, écran opaque ; S, lumière solaire directe ; d, lumière solaire diffuse ; a, b, c, positions successives des chenilles.

D'après Loeb

une table dont la moitié la plus voisine de la fenêtre reçoit de la lumière diffuse et l'autre la lumière solaire directe. Si, au commencement de l'expérience, les larves (de mouche, par exemple), se trouvaient du côté de la fenêtre et à l'ombre, elles rampent en s'éloignant de la fenêtre et passent de l'ombre à la lumière du soleil. J'ai fait l'expérience en maintenant les larves dans de longs tubes de verre qui étaient placés perpendiculairement au plan de la fenêtre et dont une moitié était à l'ombre, l'autre au soleil. Les larves allaient dans la partie du tube située vers la pièce

et y restaient, bien que la lumière du soleil les fît mourir en peu de temps » (14).

Loeb s'est aussi servi d'observations faites sur les comportements des animaux *dans la nature* pour montrer que le phototropisme est une réaction sans utilité pour la vie. « J'ai par exemple fait remarquer, dit-il, il y a vingt ans, que certaines variétés d'animaux qui ne peuvent pas vivre du tout à la lumière, comme par exemple les larves de « goatmoth » (chenille du saule?) qui vivent sous l'écorce des arbres, peuvent montrer un héliotropisme positif. J'ai trouvé, d'autre part, que le crabe *Cuma Rathkii*, qui vit dans la boue du port à Kiel, manifeste quand on le retire de la boue et qu'on l'amène à la lumière un héliotropisme positif. Il est incorrect d'affirmer que les réactions héliotropiques sont commandées par l'intérêt biologique de l'animal » (15).

Bien qu'il soit difficile de trancher à l'aide de quelques exemples la question si délicate de la finalité d'une réaction ou de son rôle dans l'adaptation d'un organisme à son milieu, nous sommes bien obligés de constater que le phototropisme peut être, dans certains cas, inutile, ou même nuisible. Cela suffit pour nous empêcher de tenter d'expliquer ces réactions par des considérations finalistes, *d'une manière générale*.

3° *Les lois photochimiques du phototropisme.* — La grandeur de la réaction phototropique, mesurée par la rapidité ou la précision de l'orientation, est, suivant Loeb, sous la dépendance directe de l'action photochimique de la lumière dans les organes sensibles du corps de l'animal. Il doit donc exister une certaine proportionnalité entre la grandeur de la réaction et l'intensité de la lumière excitatrice. Le prouver, c'est démontrer « que l'instinct ou la volonté apparente des animaux se ramène à une modification de l'action des muscles sous l'influence de la lumière » et que « au terme métaphysique de volonté, nous pouvons

(14) Loeb, *La dynamique des phénomènes de la vie*, p. 232.
(15) Loeb, *La conception mécanique de la vie*, p. 67-68.

substituer, dans ces cas, avec certitude, le terme chimique d' « action photochimique de la lumière » (16).

Dès 1890, Loeb remarque que l'orientation des animaux dans la direction des rayons lumineux est d'autant plus précise que la lumière est plus forte (17).

Mais c'est l'application de la *loi de Bunsen-Roscoë* aux réactions phototropiques des animaux qui lui fournit la preuve décisive du caractère physico-chimique de ces réactions.

La loi de Bunsen-Roscoë est une loi de photochimie d'après laquelle plus l'action de la lumière est intense, moins elle exige de temps pour produire un certain effet. Ceci revient à dire que la production d'un effet photochimique donné est liée à une valeur constante du produit des nombres qui mesurent l'intensité de l'action de la lumière et le temps d'exposition :

$$i \times t = k.$$

Cette loi est encore appelée loi de l'hyperbole, car la relation $i \times t = k$ est l'équation d'une hyperbole équilatère.

Loeb s'est douté pendant longtemps que cette loi devait s'appliquer aux réactions phototrophiques. Car, disait-il, « aussi longtemps que l'intensité de la lumière ou la masse de substances photochimiques sur la surface de l'animal est petite, il doit s'écouler, d'après la loi de Bunsen, un temps relativement assez long avant que l'animal soit automatiquement orienté vers la lumière, puisque d'après cette loi, l'effet photochimique est proportionnel au produit de l'intensité de la lumière par la durée de l'illumination. Si, au contraire, l'intensité de la lumière est forte ou la masse de substance photochimique considérable, il ne faudra qu'un temps très court pour que la différence dans la masse des produits de réaction photochimique des deux côtés de l'animal acquière la valeur nécessaire pour que

(16) *Ibid.*, p. 40 et p. 52-53.
(17) Loeb, *Der Heliotropismus der Thiere*, etc..., chap. V.

l'animal se tourne automatiquement vers (ou à l'opposé de) la lumière » (18).

D'ailleurs le botaniste hollandais Blaauw avait montré que les réactions phototropiques de l'Avoine suivent la loi de Bunsen-Roscoë (1909).

Or, en 1915 et 1917, Loeb et Wasteneys obtiennent les mêmes résultats en étudiant les réactions des polypes d'Eudendrium.

En 1917, Loeb et Northrop prouvent à l'aide d'une expérience très ingénieuse que la loi de Bunsen-Roscoë

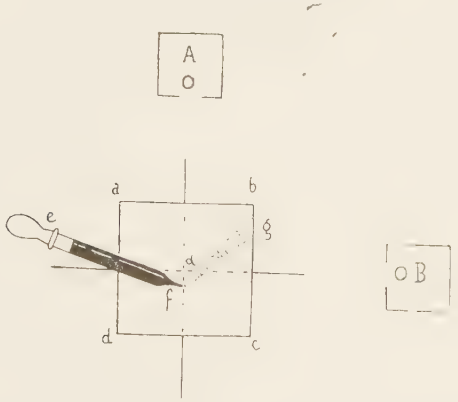

Fig. 6. — Démonstration de la validité de la loi de Bunsen-Roscoë dans le phototropisme des Nauplii de Balanes (D'après Loeb et Northrop).

s'applique aussi aux réactions des organismes mobiles, tels que des larves de Crustacés marins (nauplii de Balanes). Nous emprunterons la description de cette expérience à Rose (19):

« Un vase carré a.b.c.d. (fig. 6) est éclairé en chambre noire, par deux lumières égales A et B, donnant deux faisceaux perpendiculaires entre eux, et se croisant au centre du vase. A l'aide d'une pipette noircie, on recueille de nombreux nauplii et on place la pointe de l'instrument au fond du vase. Les animaux sortent de la pipette et for-

(18) Loeb, *La conception mécanique de la vie*, p. 39.
(19) Rose, *La question des Tropismes*, p. 159.

ment une traînée très visible, qui s'oriente normalement à la ligne qui joint les deux sources lumineuses A et B. On peut facilement mesurer l'angle α que fait l'axe de cette traînée, avec la perpendiculaire de A sur ab. Si les deux lumières sont égales, α doit être de 45°. Si elles sont inégales, et A la plus puissante, α doit diminuer avec l'accroissement de la différence d'intensité. A est à distance fixe du vase d'expériences. B est mobile sur un banc d'optique, et on peut l'éloigner d'une valeur connue, ce qui produit une variation d'éclairement des animaux, variation facile à déterminer. On peut aussi, en laissant B à sa distance primitive, diminuer l'éclairement qu'elle fournit, en faisant tourner devant l'orifice un disque opaque à secteur vide. Connaissant la vitesse de rotation du disque, la taille du secteur, on sait qu'elle est la durée d'éclairement et quelle proportion de lumière on enlève dans l'unité de temps. On a donc deux procédés pour produire dans le vase des variations connues du rapport d'éclairage relatif des deux sources, et aussi un moyen de voir l'action de la durée d'exposition.

A l'aide de ces données, et en supposant la loi de Bunsen-Roscoë valable, on peut facilement calculer les variations théoriques de l'angle α, en fonction des rapports d'éclairement et des temps. Ce calcul fait, on passe aux expériences de contrôle, et les chiffres observés concordent d'une manière très satisfaisante avec les valeurs calculées, pourvu que les différences d'éclairement ne soient pas trop grandes (4 : 1 de préférence ; 10 : 1 au maximum) ».

La grandeur de la réaction phototropique est donc bien sous la dépendance directe de l'action photochimique de la lumière, ce qui revient à dire que le phototropisme est essentiellement un phénomène photochimique.

4° *La symétrie bilatérale.* — La plupart des animaux, surtout parmi les Métazoaires, sont doués d'une symétrie bilatérale *morphologique*. C'est un fait bien connu. Mais la théorie de Loeb postule encore l'existence d'une autre sorte de symétrie, la symétrie *chimique:* de part et d'autre du plan axial du corps doivent se trouver dans les tégu-

ments ou les organes photosensibles des substances chimiques identiques, symétriquement disposées et en quantité sensiblement égale. C'est ce que LOEB appelle « l'identité chimique des régions symétriques du corps ». Cette hypothèse est absolument indispensable à sa théorie, qui voit dans le fait de la marche quasi-rectiligne d'un animal vers la lumière le résultat d'un équilibre d'actions photochimiques égales ayant leur siège en des régions situées de part et d'autre du plan axial du corps.

Or, de cette hypothèse nécessaire, quelles preuves nous donne LOEB? — A ma connaissance, il n'en a jamais donné qu'une seule, et bien faible, on le reconnaîtra, étant donné l'importance de la question: *la correspondance bi-rétinienne.*

« Les deux rétines, qui sont certainement symétriques, ont un métabolisme identique, tandis qu'une région de la peau qui n'est pas symétrique de la rétine a un métabolisme différent. Les divers points de la rétine sont aussi chimiquement dissemblables. Les observations sur le pourpre rétinien, les différences entre la sensibilité à la couleur de la *fovea centralis* et des parties périphériques de la rétine indiquent que les points symétriques des deux rétines sont chimiquement semblables, les points non symétriques chimiquement différents » (21).

Si les yeux étaient les seuls organes récepteurs en jeu dans le phototropisme, on pourrait admettre que ces considérations de LOEB sur la correspondance bi-rétinienne suffisent à prouver l'identité chimique des régions sensibles symétriques. Mais, pour lui, l'excitation photique qui provoque l'orientation tropique a lieu sur tout le corps de l'animal, et principalement sur le pôle oral (voir plus haut, p. 25). La symétrie chimique, démontrée dans les deux rétines, s'étend-elle au reste du corps?

A cette question, LOEB ne répond pas directement. Il se contente d'ajouter que les animaux dépourvus d'yeux, comme certaines Planaires, se comportent exactement comme les animaux oculés. Ce n'est évidemment pas une preuve suffisante.

(20) LOEB, *La conception mécanique de la vie*, p. 48-49.

IV. — Additions et corrections apportées par Loeb a sa doctrine

La théorie du phototropisme de Loeb, réduite à ses lignes essentielles, comme nous venons de l'exposer, est simple, cohérente, et rend compte des faits auxquels elle s'applique d'une manière satisfaisante.

Mais il convient de dire que tous ces faits dont nous avons parlé sont des faits choisis pour leur simplicité, pour la netteté des phénomènes « phototropiques » qu'ils présentent. Ils sont tous empruntés au comportement d'animaux nettement et fortement positifs, tels que le Spirographe, les pucerons du genre *Aphis,* les chenilles de *Porthesia* à l'éclosion, les nauplii de Balanes dans certaines conditions d'éclairement; ou d'animaux nettement et fortement négatifs tels que les larves de Mouches

C'était une règle de méthode pour Loeb de n'étudier les phénomènes, pour débuter, que sous leurs aspects les plus nets; puis de s'attaquer aux mêmes phénomènes se présentant sous des aspects plus confus ou plus difficilement analysables, en s'aidant, pour les expliquer, des lois relativement simples découvertes grâce aux premières analyses.

Or, il s'en faut que les animaux nettement et fortement positifs ou négatifs soient en majorité. *La plupart des animaux ne présentent qu'un phototropisme positif ou négatif indécis, ou encore sont alternativement positifs et négatifs.*

Leurs réactions phototropiques, très variables, paraissent dépendre d'une foule de conditions, tant internes qu'externes. Possèdent-elles également les caractères fondamentaux des réactions des animaux à phototropisme net et invariable?

Loeb le pense, et institue des expériences pour le démontrer. Ses recherches eurent, ici encore, des résultats particulièrement heureux.

Les Crustacés planktoniques, marins ou d'eau douce, comme les Copépodes ou les Daphnies, sont des exemples frappants d'animaux à phototropisme indécis et variable. Néanmoins, Loeb a montré qu'il était possible de trans-

former ce phototropisme indécis en un phototropisme net en ajoutant au milieu aquatique des substances chimiques, dites *substances sensibilisatrices*, qui sont des acides organiques (acide acétique) ou des alcools ou même des corps empruntés à la chimie minérale, tels que CO^2 ou SO^4 H^2. On observe alors les phénomènes caractéristiques du phototropisme le plus impérieux: l'animal est comme embroché par les rayons lumineux et nage droit vers la lumière. Les variations de la température peuvent avoir le même effet, par exemple dans le cas de l'Annélide marine *Polygordius* (21).

Cette découverte fut un véritable coup de maître. Non seulement elle mettait au jour des phénomènes nouveaux et du plus haut intérêt, mais encore elle permettait à Loeb de faire entrer tous les cas de phototropisme douteux dans le cadre de sa théorie primitive. Il suffisait, pour cela, d'un léger « coup de pouce », c'est-à-dire d'une hypothèse auxiliaire, d'ailleurs très plausible: il supposa que les substances sensibilisatrices augmentent les masses actives des substances photochimiques réparties symétriquement dans les téguments de l'animal. « De cette manière, la même intensité de lumière qui auparavant ne produisait pas de réaction héliotropique peut maintenant en produire une qui soit positive et très forte, pour la raison que si l'animal n'est maintenant frappé que d'un seul côté par la lumière, la différence entre les produits de la réaction dans les deux rétines devient rapidement assez grande pour provoquer automatiquement une différence dans l'action des muscles des deux côtés du corps et une rotation de la tête vers la source de lumière » (22).

L'action sensibilisatrice des substances serait, selon Loeb, une action catalytique, donc un phénomène purement physico-chimique. Il ne s'agirait pas d'une sécrétion nouvelle de substances photochimiques, phénomène physiologique (*Ibid.*).

Restait cependant une question à résoudre: dans les cas de phototropisme faible ou indécis, l'animal passe par

(21) Loeb, *La dynamique des phénomènes de la vie*, p. 243-245.
(22) Loeb, *La conception mécanique de la vie*, p. 55.

des alternatives de phototropisme positif et de phototropisme négatif. Comment expliquer ces changements du sens de l'orientation que l'on a appelés « *changements de signe* » ? Comment expliquer, pour rester fidèle à la théorie de Loeb, que la contraction des muscles du côté éclairé fasse place, tout-à-coup, à une diminution du tonus du même côté ?

Sur ce point Loeb est très embarrassé. Ou bien il se contente de répondre : nous ne savons pas comment la lumière agit sur les muscles, y provoquant des variations de tonus en plus ou en moins (23) ; ou bien il élude simplement la question en disant que les Crustacés planktoniques (Copépodes, par exemple) sont tantôt positifs, tantôt *phototropiquement indifférents* et qu'ils se déplacent alors dans une direction quelconque ; les phases de phototropisme positif seraient dues à une augmentation temporaire de la production de gaz carbonique (24). Bref, il supprime le problème que posent les changements périodiques de signe, phénomène pourtant très important et très répandu. Force nous est, pour l'instant, d'enregistrer purement et simplement ces déclarations, en en prenant toutefois bonne note.

On trouve dans l'œuvre de Loeb une autre addition extrêmement importante à sa théorie primitive : c'est la notion de *sensibilité différentielle*.

Presque dès le début de ses recherches (1893), Loeb a été obligé d'admettre que les animaux ne se conduisent pas toujours, il s'en faut, comme s'ils n'étaient que phototropiques, c'est-à-dire capables d'être orientés par les rayons lumineux. Dans de nombreux cas, en effet, ils semblent se guider sur les *différences d'intensité lumineuse* des régions qu'ils traversent, et ils finissent par se cantonner dans certaines intensités pour lesquelles ils paraissent avoir quelque affinité.

Loeb a groupé ces réactions sous le nom général de réactions dues à l' « *Unterschiedsempfindlichkeit* », ter-

(23) Loeb, *La dynamique des phénomènes de la vie*, p. 233 et 257.
(24) Loeb, *La conception mécanique de la vie*, p. 58.

me que G. Bohn a traduit en français par « *sensibilité différentielle* » (25).

A première vue, on pourrait penser qu'il s'agit de réactions où la « sensibilité », c'est-à-dire la conscience affective, jouerait son rôle, de ces réactions que d'autres auteurs, à la suite de Graber, ont attribué d'une manière générale à la *photopathie*. Loeb lui-même paraît quelquefois bien près de l'admettre: ainsi il nous dit que, le plus souvent, « les animaux doués de sensibilité différentielle se groupent aux endroits où l'intensité est *minimum* » (26). Il fait ici allusion aux Planaires.

Mais ce n'est qu'une apparence. Il déclare, au contraire, que, dans aucune espèce de réaction, « jamais il n'a observé un « choix » d'une intensité convenable de lumière » (27). De quoi s'agit-il donc alors à son avis? — De *réflexes*, uniquement, de réflexes de recul. A chaque variation suffisamment brusque et suffisamment grande de l'intensité lumineuse, les animaux reculent, puis se remettent à progresser dans une direction différente de leur direction première, si bien que, finalement, ils arrivent à se grouper dans certains endroits, où, probablement, ils ne subissent plus de variations d'éclairement. Tel est le cas des Infusoires Hypotriches, par exemple (28) ou celui des Planaires (29). Nous verrons plus loin des réactions de ce type, décrites par Jennings.

Quoi qu'il en soit d'ailleurs, que ces réactions soient le fait d'une sélection consciente ou qu'elles soient le fait de simples réflexes, elles ont pour résultat de conduire les animaux dans certaines régions de l'espace qui se distinguent des autres par l'intensité lumineuse qui y règne.

Or, les Tropismes définis par Loeb sont aussi des réactions qui aboutissent à conduire les organismes mobiles vers certaines régions de l'espace, régions qui diffèrent des autres par l'intensité lumineuse qui y règne. Même dans

(25) H. Piéron remarque qu'il serait préférable de dire: *réactivité à la variation de l'éclairement* (*in* Dumas, *Traité de Psychologie*, t. II, p. 675).

(26) Loeb, *La dynamique des phénomènes de la vie*, p. 253-254.

(27) Loeb, *La conception mécanique de la vie*, p. 70.

(28) *Ibid.*, p. 72.

(29) Loeb, *La dynamique des phénomènes de la vie*, p. 253-254.

le cas où les animaux se trouvent dans un faisceau de rayons lumineux parallèles, il est évident que l'intensité de l'action de la lumière sur leurs téguments varie considérablement suivant qu'ils se dirigent vers la région d'où partent les rayons ou suivant qu'ils lui tournent le dos (30).

Qui n'est point prévenu en faveur du système loebien, et qui voit les choses sans parti pris comme nous venons de les décrire, est aussitôt tenté d'assimiler les deux groupes de réactions, ou tout au moins de montrer qu'ils ont des analogies profondes. Et cette conclusion s'ensuit naturellement, que le sens, positif ou négatif, dans lequel se fait le déplacement tropistique, est un phénomène dû à la sensibilité différentielle, l'orientation axiale du corps de l'animal dans le champ lumineux pouvant d'ailleurs être due, comme le veut Loeb, à des variations de tonus musculaire produites par la lumière.

Mais cette assimilation eût été dangereuse pour la théorie primitive de Loeb. Elle l'eût obligé à réviser son explication purement mécaniste, peut-être à l'abandonner. Car, même en supposant que les réactions de la sensibilité différentielle ne sont que des réflexes, il est évident que l'on ne peut plus dire que le comportement phototropique dans

(30) Loeb et Groom (*) avaient pourtant reconnu nettement dès 1890 que l'intensité de la lumière est un des principaux facteurs des changements de signe du phototropisme. Leurs observations avaient porté sur les nauplii de *Balanus perforatus* et avaient montré que :

1° une lumière forte rend ces animaux négatifs, tandis qu'une lumière faible les rend positifs ;

2° que l'adaptation à l'obscurité leur permet de supporter une lumière forte, même la lumière solaire directe, pendant quelque temps, et que, pendant ce temps, ils sont positifs ; mais que cette lumière les rend tous sans exception négatifs peu après (p. 166).

Loeb et Groom se sont appuyés sur les relations des changements de signe du phototropisme aux variations de l'intensité lumineuse pour expliquer les migrations verticales journalières du plankton : « La lumière forte pendant le jour conduit les animaux vers le fond, la lumière faible diffusée pendant la nuit les ramène à la surface... Tout le phénomène des migrations journalières des animaux est rendu possible par ce fait que ces animaux sont d'abord héliotropiques, c'est-à-dire qu'ils peuvent être orientés par les rayons lumineux ; et ensuite que l'héliotropisme est positif le soir (lumière faible) et négatif le matin (lumière forte) » (p. 173).

(*) Loeb und Groom, *Der Heliotropismus der Nauplien von Balanus perforatus*, etc... *Biol. Centralbl.*, vol. 10.

son ensemble ne relève que de facteurs physico-chimiques: il faut introduire des facteurs physiologiques, puisqu'un réflexe quelconque dépend toujours de l'organisation spécifique de l'animal.

Loeb préféra distinguer radicalement les deux types de réactions. Le phototropisme resta une orientation mécanique de l'animal, due à deux facteurs physico-chimiques, la symétrie bilatérale du corps et la direction des rayons lumineux, cette orientation se faisant soit en sens positif, soit en sens négatif dans des conditions physico-chimiques encore à déterminer. Les réactions de la sensibilité différentielle furent définies des réactions indépendantes de toute symétrie structurale (les animaux dissymétriques comme les Hypotriches les présentant aussi bien que les animaux symétriques, comme les Planaires) et dépendant seulement de l'intensité lumineuse et de ses variations. Les animaux sujets à ces réactions se rassemblent en certains lieux, sans être orientés par les rayons lumineux pendant les trajets qu'ils accomplissent (31). La ressemblance entre les deux types de réactions, à savoir le groupement final des animaux dans certaines régions de l'espace, est purement fortuite et sans conséquence (32).

Ainsi Loeb sauva sa notion primitive de phototropisme. Il fit en quelque sorte « la part du feu » en rejetant dans le domaine de la sensibilité différentielle toutes les réactions motrices qui ne peuvent pas s'expliquer à l'aide de son schème théorique de l'orientation mécanique causé par la lumière, et en refusant d'admettre une analogie quelconque entre les deux types de réactions ainsi distingués.

C'est ce que note très justement Marie Goldsmith: « La notion de « sensibilité différentielle », si elle est utile en ce sens qu'elle donne un nom à un groupe de phénomènes particuliers, rend, d'autre part, à la théorie des tropismes de Loeb, un mauvais service: elle aide à expliquer les faits qui ne se prêtent pas à l'explication générale et typique. C'est ainsi que Loeb arrive à rattacher de préfé-

(31) Loeb, *La conception mécanique de la vie*, p. 72.
(32) Loeb, *La dynamique des phénomènes de la vie*, p. 251 à 254.

rence à la sensibilité différentielle... tous les phénomènes phototropiques qui n'obéissent pas aux lois présumées des tropismes » (33).

Et, effectivement, on a bien l'impression en suivant pas à pas le développement de la théorie de Loeb, qu'il s'agit d'une construction plus ou moins artificielle que des notions auxiliaires surajoutées ne parviennent pas à adapter complètement à la réalité des faits (34).

V. — Critique de la théorie du phototropisme de Loeb

Les remarques précédentes nous acheminent à une critique générale de la théorie de Loeb.

Constatons tout d'abord qu'elle est plutôt un *système a priori* qu'une théorie fondée sur l'observation préalable des faits. Sa dépendance constante vis-à-vis d'opinions philosophiques (mécanisme intégral) en est une première preuve. Ses origines scientifiques mêmes nous en fournissent une seconde preuve: Loeb a emprunté à Sachs une théorie du phototropisme végétal et l'a transposée tout entière, sans se demander s'il y aurait lieu de lui faire subir des modifications, dans le domaine des réactions motrices des animaux à la lumière. Enfin, les additions que Loeb a apportées à sa théorie primitive pour l'adapter tant bien que mal à la réalité, dont il découvrait peu à peu la complexité, sont la troisième preuve de ce caractère de construction *a priori* que nous avons signalé.

Mais ce ne sont pas là les critiques les plus graves que l'on puisse adresser à la théorie de Loeb. Car, il est évident que si elle rendait bien compte des faits qu'elle cherche à expliquer, on lui pardonnerait volontiers et ses origines et son caractère exagérément mécaniste. C'est donc son degré d'adéquation aux faits qu'il nous faut surtout examiner.

(33) Goldsmith, *La psychologie comparée*, p. 134.

(34) Il y aurait encore à signaler une autre correction que Loeb fit à ses conceptions primitives. C'est à propos de la question de la répartition de la sensibilité phototropique dans le spectre. Nous en parlerons plus loin, p. 48.

Or, dans ce nouvel ordre d'idées, il est une première constatation qu'on ne peut manquer de faire : la théorie de Loeb est, sur un certain nombre de points essentiels, *d'une très grande imprécision.*

C'est une constatation qui paraîtra d'autant plus singulière que l'on songera davantage à ce que fut Loeb : un expérimentateur de talent et un esprit rigoureux, qui fit de très belles découvertes en Biologie générale et qui contribua pour une large part à élaborer la théorie physico-chimique des colloïdes. Et cependant c'est l'exacte vérité.

En premier lieu, il y a la *question du rôle des variations du tonus musculaire* dans les réactions phototropiques. Nous admettrons volontiers que Loeb nous donne des preuves suffisantes de son hypothèse que la lumière produit de tels phénomènes dans les appendices locomoteurs des animaux. Mais comment ces variations de tonus produisent-elles l'orientation de l'animal et sa progression vers la source lumineuse ou en sens opposé? Il faut bien dire qu'ici les explications de Loeb sont loin de nous satisfaire.

Le commandant E. Patijaud, dans un article spirituel et plein de bon sens (35) a mis à nu les défauts de la théorie sur ce point. Admettons, dit-il, que la lumière augmente l'état de contraction des muscles et qu'elle diminue, de ce fait, l'amplitude des mouvements des animaux du côté où elle les frappe. Elle doit produire le même effet sur les deux côtés quand l'animal est orienté dans la direction de l'excitant. Alors l'animal doit ralentir sa marche ou s'arrêter. Et l'hypothèse de Loeb conduit à cette conclusion surprenante que le soleil, source de lumière, de chaleur et d'énergie, ralentit la marche des animaux positivement héliotropiques! Cette conclusion serait d'ailleurs en désaccord formel avec l'expérience, qui montre au contraire que la rapidité des mouvements des animaux augmente avec l'intensité lumineuse.

Mais si l'on suppose, comme le font G. Bohn (36) et

(35) Patijaud, *La théorie de Loeb,* etc..., *Revue d'Hist. Nat.,* 1927.
(36) G. Bohn, *La naissance de l'Intelligence,* p. 131.

E.-L. Bouvier (37), que les appendices locomoteurs du côté éclairé deviennent plus actifs que ceux du côté opposé, on aboutit à cette inconséquence que l'animal, au lieu de se rapprocher de la lumière, s'en éloignera, car c'est le côté éclairé de l'animal qui tournera autour de l'autre!

Il faudrait, pour bien faire, supposer que la lumière augmente, chez les animaux positifs, l'activité des muscles *du côté opposé*, hypothèse qui n'est pas invraisemblable *a priori* sans doute, mais qui est loin d'être démontrée.

D'ailleurs, même si Loeb avait levé ces difficultés, il resterait encore une très grave objection, que nous avons déjà eu l'occasion de signaler. Comment comprendre, en effet, que la lumière puisse, chez certains animaux (positifs), causer les variations d'activité des muscles dont nous venons de disputer, et chez d'autres (animaux négatifs) des variations en sens contraire? Comment expliquer que le même animal soit positif à certains moments et négatif à d'autres, comme cela se voit chez les Daphnies, à l'aide du schéma de Loeb? Comment comprendre ce renversement total des effets physiologiques de la lumière? A toutes ces questions, laissées par Loeb sans réponse, il eût été nécessaire d'apporter des solutions précises.

En second lieu, Loeb ne nous a jamais appris où s'exerçent les actions phototropiques de la lumière. C'est peut-être dans ce problème du *niveau d'absorption de la lumière* qu'il a été le moins précis. Tantôt, il semble admettre que l'action des rayons s'exerce directement sur les muscles: tantôt, il nous laisse le choix entre l' « action directe » de la lumière et son « action indirecte », le système nerveux servant d'intermédiaire. Mais, dans ce cas, où est l'organe récepteur? Nouvelle imprécision. C'est l'œil, ou c'est la peau, ou encore ce sont les deux ensemble. Le plus souvent, Loeb désigne d'une manière vague le *pôle oral* comme la région du corps où s'exerce principalement l'action tropique de la lumière: « Les éléments ou les segments les plus voisins du pôle oral possèdent généralement une excitabilité ou une sensibilité plus grande. Chez les animaux, les

(37) Bouvier, *La vie psychique des Insectes*, p. 14.

organes céphaliques sont les plus sensibles... » (38). Mais nous aimerions connaître avec précision les organes qui, dans le « pôle oral », sont si sensibles à la lumière et dont l'excitation provoque l'orientation phototropique.

A vrai dire la question est assez délicate. En effet, la sensibilité rétinienne, comme elle se manifeste dans les réactions perceptives visuelles chez tous les animaux que l'on a étudiés à ce sujet, a son maximum dans la région moyenne du spectre visible pour l'Homme (radiations jaunes-vertes). Elle est donc très différente de la sensibilité que présentent, selon LOEB, les animaux dans leurs réactions phototropiques, puisque cette dernière a son maximum dans le bleu-violet et son minimum dans le rouge. Et certaines raisons poussaient LOEB à croire que cette sensibilité particulière est due à des substances photochimiques répandues un peu partout dans les téguments ou les cellules profondes du corps de l'animal; ces raisons, nous les avons déjà exposées, ce sont celles qui déterminaient GRABER à attribuer les réactions locomotrices causées par la lumière à la sensibilité dermatoptique: les animaux aveugles naturellement ou aveuglés expérimentalement se comportent à peu près de la même manière que les animaux oculés (voir p. 13).

Mais, comme les mouvements de manège des animaux aveuglés unilatéralement démontrent d'autre part, avec une quasi-certitude, l'existence d'une *fonction tonique* de l'œil, il était bien difficile de ne pas admettre que l'un des niveaux d'absorption de la lumière, dans les réactions phototropiques, — et peut-être le plus important —, ne soit pas situé dans l'organe visuel.

Ainsi, des expériences portant sur les réactions des animaux aux diverses radiations spectrales tendaient à faire distinguer deux sortes de sensibilité, l'une localisée dans l'organe visuel, l'autre répandue dans le reste du corps, celle-ci paraissant jouer le rôle essentiel dans les réactions phototropiques; et d'autres expériences semblaient montrer au contraire que l'œil joue un rôle extrêmement impor-

(38) LOEB, *La dynamique des phénomènes de la vie*, p. 256-257.

tant dans les variations du tonus musculaire consécutives aux excitations lumineuses.

Il aurait fallu, évidemment, instituer méthodiquement des expériences pour régler définitivement cette question des deux sensibilités à la lumière; c'est-à-dire pour voir si elles existent réellement, et si l'on n'a pas commis quelque erreur expérimentale en les distinguant, et, dans le cas où elles existent vraiment l'une et l'autre, pour déterminer leur rôle ou leur fonction propres dans la production des réactions phototropiques.

Malheureusement, les expériences entreprises dans ce but ont eu, en général, des résultats incertains ou contradictoires. On pourrait presque dire, en considérant ces résultats dans leur ensemble, que les auteurs ont attribué successivement à toutes les radiations de la gamme spectrale le plus haut degré d'efficacité phototropique! Souvent même, des expériences faites par des auteurs différents sur les mêmes espèces animales ou sur des animaux d'espèces voisines ont eu des résultats inconciliables!

Voici un tableau, tiré de résultats d'expériences rapportées par Rose (*op. cit.*, p. 161 et suivantes), qui montre bien la confusion inextricable dont nous parlons

Loeb lui-même a fini par abandonner en partie ses idées primitives sur les degrés d'efficacité des radiations spectrales dans les réactions phototropiques. Il en vint à admettre que la sensibilité phototropique des êtres vivants présente, suivant les espèces, deux maxima dans le spectre: l'un dans le bleu-violet, l'autre dans le jaune-vert (39). Ainsi, les réactions de certaines espèces semblent dépendre d'une sensibilité très différente de la sensibilité visuelle: les réactions de certaines autres semblent au contraire dues à l'excitation d'une sensibilité ayant les mêmes caractères que la sensibilité rétinienne. Tout irait bien si les premières espèces étaient aveugles et les secondes pourvues d'yeux. Mais, bien loin de là, on trouve, dans la première catégorie, des animaux possédant des yeux parfaitement constitués, et, dans la seconde, des animaux sans yeux ou organes photorécepteurs nettement constitués.

(39) Loeb and Wasteneys, *Journ. of Exp. Zool.*, 1916.

	Rouge	Jaune et Jaune-Vert	Vert et Bleu	Violet	U. V.
Protistes verts		Pandorina Eudorina Spondylomorum (Mast, 1910)	Euglena Gonium Chlamydomonas (Mast, 1910) Volvox (Laurens et Hooker, 1917)		
Protistes incolores	Amibes (Schaeffer, 1917)		Amibes (Mast, 1910)	Amibes (Harrington et Leaming, 1900)	
Vers			Arénicole Lombric (Mast, 1910)		
Crustacés	Daphnies (Frisch et Kupelwieser, 1913)	Daphnies (Bert, 1869, Hess, 1910) Nauplii de Balanes (Loeb et Maxwell, 1910)	Palaemonetes (White, 1924)	Cyclops (Erhard, 1922)	
Insectes	Drosophile sauvage (Mc Ewen, 1918)			Chenilles de Porthesia (Loeb, 1890)	Drosophila melanogaster (Lutz et Richtmeyer, 1922)

L'incertitude au sujet des niveaux d'absorption de la lumière, dans le phototropisme, subsiste donc entièrement.

Enfin, il est une critique fondamentale que l'on doit adresser à la théorie de Loeb: *elle ne résout pas le problème principal que posent les réactions d'orientation et de locomotion provoquées chez les animaux par la lumière.*

Un Papillon ou une chenille se dirige vers la lumière; une Punaise des lits ou une larve de Mouche semble la fuir. Il est bien évident que la première et la plus importante des questions que l'on peut se poser au sujet de ces réactions — celle à laquelle tous les autres problèmes paraissent être subordonnés — est de savoir pourquoi les animaux se dirigent vers les lumières ou s'en éloignent. C'est, en un mot, la raison du *sens* de la réaction qu'il nous importe de connaître tout d'abord.

Le but premier de Loeb était bien de résoudre ce problème, que l'on avait toujours considéré avant lui d'un point de vue finaliste ou « psychologique », et de le résoudre à l'aide de notions uniquement physico-chimiques. Et c'est ce qui devait faire l'intérêt exceptionnel de sa théorie.

Or, nous a-t-il donné une solution de ce problème? Pas du tout. Il commence par nous présenter une solution, vraie ou fausse d'ailleurs, de l'orientation axiale de l'animal dans le champ lumineux: l'animal se tient orienté parallèlement aux rayons lumineux lorsque s'établit un équilibre physico-chimique des deux moitiés de son corps. Et cette explication convient aussi bien pour le cas où l'animal est tourné vers la lumière que pour le cas où il est tourné en sens contraire.

Mais pourquoi l'animal se dirige-t-il dans un sens plutôt que dans l'autre? Parce que, *suppose* Loeb, la lumière agit, dans certaines circonstances, d'une certaine manière. Et il avoue *ne pas savoir pourquoi*. Autant dire qu'il ne donne aucune réponse au problème, pourtant si important, du sens de l'orientation et de la progression dans les réactions phototropiques.

Seulement, il nous laisse croire que ce problème est au fond un problème secondaire, subordonné à celui du méca-

nisme de l'orientation axiale. La définition même qu'il donne du phototropisme — orientation causée mécaniquement par la lumière et qui se fait *soit* vers la source, *soit* en sens inverse — vise précisément ce but. Détournant ainsi notre attention du phénomène réellement essentiel pour la diriger sur un phénomène réellement subordonné, mais auquel il donne la première place, il escamote subtilement le problème fondamental et cherche à nous donner l'impression que sa théorie nous fournit une explication satisfaisante de *l'ensemble de la réaction,* sauf sur certains points de détail, négligeables en somme, et qui peuvent attendre que l'on veuille bien s'occuper d'eux.

C'est pourquoi les contradicteurs de Loeb, ne perdant de vue ni le point de départ des recherches ni l'essentiel de la question, ont tenu par-dessus tout à montrer la carence de sa théorie à ce sujet et à proclamer que le « phototropisme », c'est-à-dire la réaction complexe, totale, qu'il s'agissait d'expliquer, est, fondamentalement, chez les organismes libres ou mobiles, une *réaction de locomotion dirigée vers la lumière ou en sens inverse,* et, chez les organismes fixés, *une sorte de tendance à se courber vers la lumière ou vers l'ombre.*

C'est ainsi que Jennings déclare au VI[e] Congrès International de Psychologie (p. 307-308): « En acceptant *l'orientation* comme le critère principal du tropisme, je pense être d'accord avec les autres auteurs qui ont traité ce sujet; certainement avec Loeb et Bohn. Mais il est de la plus haute importance de rappeler qu'un sens totalement différent de ce mot est communément employé. Beaucoup d'auteurs se servent du mot tropisme (ou de son équivalent *taxie*) pour désigner tous mouvements de progression ou de fuite, sans rapporter d'une manière quelconque ces réactions à l'existence de processus d'orientation ». Et Jennings donne comme exemple cette définition de Washburn: « La réponse locomotrice directe (direct motor response) d'un animal à un stimulus externe est connue sous le nom de tropisme ». (*The animal Mind,* 1918, p. 51).

De même, pour Rose, la théorie de Loeb « confond manifestement l'orientation d'une part, et l'attraction (ou

la répulsion) exercée par les stimulants d'autre part. Le tropisme est identifié avec les mécanismes qu'il emploie pour se réaliser » (40).

Il est résulté de cette querelle de définitions une véritable logomachie qui s'étale tout au long des communications de Loeb, de Bohn et de Jennings au VI[e] Congrès International de Psychologie, que l'on retrouve dans le livre de S.-O. Mast (41) et qui se continue jusque dans certaines critiques adressées à l'ouvrage de Rose sur la question des tropismes, publié en 1929 (Cf. A. Drzewina [42]). Les partisans de Loeb reprochent à leurs contradicteurs de ne pas savoir ce que c'est qu'un tropisme: selon la définition de Loeb, ce n'est qu'une simple réaction d'orientation mécanique, et rien de plus. Les contradicteurs répondent que les Loebiens restreignent ainsi arbitrairement la notion de tropisme, alors que les faits concrets se présentent sous les deux aspects de l'orientation et de la locomotion et que, dans la réalité, ces deux aspects sont indissolublement liés.

Nous ne nous arrêterons pas plus longtemps à cette querelle de définitions, bien qu'elle ne soit pas sans importance. Nous admettrons que Loeb et ses partisans étaient entièrement libres de donner du mot phototropisme la définition *nominale* qui leur semblait la meilleure. Mais, cette définition étant posée, il était essentiel de ne pas perdre de vue les faits à expliquer. Or, ce qui importe surtout dans cette question des réactions phototropiques, ce n'est pas le fait que l'animal s'oriente axialement dans la lumière, c'est le fait qu'il s'oriente et se déplace *dans un certain sens, vers un certain lieu.* Et nous sommes bien obligés de constater que Loeb n'a aucune explication à fournir de ce fait essentiel.

A côté de ces critiques que nous venons d'exposer, et qui sont surtout d'ordre technique, on en a formulé d'autres, que l'on peut appeler philosophiques, car elles dépendent de conceptions philosophiques sur la vie et l'être vivant

(40) Rose, *La question des Tropismes,* p. 426.
(41) Mast, *Light and the Behavior,* etc..., p. 53 en particulier.
(42) Drzewina, *Année Biologique,* vol. 34 (Physiol.), p. 857.

en général. C'est ainsi que l'on a âprement reproché à la théorie de Loeb ses caractères *anti-biologiques* et *anti-psychologiques*.

En effet, qu'ils soient biologistes (Jennings, Mast, Manquat, etc.), ou psychologues (Claparède), la plupart des contradicteurs de Loeb ont proclamé que les deux affirmations essentielles de cet auteur : 1° le phototropisme est un phénomène exclusivement physico-chimique ; 2° c'est une réaction qui n'a aucune utilité, qui ne répond à aucun besoin, sont tout-à-fait invraisemblables et contredisent directement les principes fondamentaux de la biologie et de la psychologie.

Il est certain que l'on a de la peine à admettre la conception du mécanisme intégral. Quand on pousse, ainsi que l'a fait Loeb, cette conception jusqu'à ses ultimes conséquences, on en arrive à refuser même aux facteurs proprement physiologiques, c'est-à-dire à ces facteurs du comportement qui dépendent de l'organisation spécifique de l'animal, tout droit à l'existence. Même l'interposition du système nerveux entre l'excitation et la réaction n'apporte, selon Loeb, aucune condition qui vienne modifier la nature de la réaction. Le système nerveux, en effet, dit-il, n'est fait que de cellules, comme tout le reste du corps, de cellules spécialisées seulement en ce sens qu'elles sont plus sensibles que les autres cellules corporelles et qu'elles conduisent plus rapidement les excitations. « L'irritabilité et la conduction sont les deux seules propriétés essentielles aux réflexes, et ce sont deux propriétés communes au protoplasme entier » (43). Dans son système, le complexe est donc entièrement réductible au simple, et le simple, c'est ce qui est d'ordre physico-chimique.

Or, s'il est un principe dont la biologie tend à nous montrer la valeur universelle, c'est bien celui-ci : *les réactions de la matière vivante dépendent en première ligne de son organisation* (quelles que soient d'ailleurs la nature et l'origine de cette organisation et la nature des facteurs qui la déterminent et la conservent). Autrement dit, la structure de la matière vivante, la disposition des cellules, la consti-

(43) Loeb, *La conception mécanique de la vie*, p. 90.

tution des organes, jouent un rôle effectif dans les réactions ; elles constituent donc, pour nous qui analysons ces réactions, autant de *facteurs physiologiques*, indépendants des facteurs physico-chimiques grâce auxquels se réalisent également les mêmes réactions.

Au contraire, dans la théorie du phototropisme de Loeb, on voit la lumière exercer une action directe — ou quasi-directe — sur les muscles et déterminer ainsi une réaction motrice de l'individu entier, exactement comme si cet individu n'était qu'un amas de substances chimiques plus ou moins sensibles à l'excitation photique (44). Une telle théorie nous paraît donc hautement invraisemblable.

Et néanmoins, l'invraisemblable peut être quelquefois le vrai. Il n'y a, en effet, rien d'impossible à ce qu'un animal, qui, dans la plupart des cas, se conduit comme un tout organisé, dont les réactions sont imprévisibles du seul point de vue physico-chimique, se conduise *dans certains autres* comme une véritable machine soumise entièrement aux forces physiques qui l'environnent.

Un des plus grands torts de Loeb a été de généraliser hâtivement sa théorie des Tropismes et d'essayer de nous faire croire que tout comportement animal relevait de processus mécaniques semblables. Il est allé jusqu'à dire que l'éthique humaine formait un ensemble de tropismes (45). Mais, faisons abstraction de ces hypothèses impossibles à soutenir, en l'état actuel de nos connaissances du moins ; il reste, pour ce qui concerne le phototropisme, cette affirmation de Loeb que l'animal est orienté mécaniquement par la lumière, et que seuls des facteurs physico-chimiques sont en jeu dans cette réaction. *A priori*, une telle conception n'a rien d'impossible, et seul un examen méthodique et approfondi des faits peut nous dire s'il faut la conserver ou la rejeter.

(44) En réalité, la théorie de Loeb fait place, dans une certaine mesure, à des idées d'ordre physiologique. Car la notion de symétrie du corps de l'animal, symétrie « morphologique » et « chimique », fait appel à l'idée d'organisation spécifique. Mais on avouera que de telles notions « physiologiques » se confondent pratiquement, à cause de leur extrême simplicité, avec des notions physico-chimiques.

(45) Loeb, *La conception mécanique de la vie*, p. 83.

Il en est de même pour la question des caractères finalistes ou adaptatifs de la réaction. S'il y a une liaison qui nous paraît nécessaire, en psychologie animale, et aussi en psychologie humaine, c'est *la liaison de l'acte au besoin.* Tout acte est causé, semble-t-il, par l'apparition d'un besoin, et l'accomplissement de l'acte est destiné à satisfaire le besoin. La loi de l'intérêt gouverne l'ensemble des comportements et l'on a peine à admettre l'existence de réactions qui n'aient pas pour résultat final d'adapter l'animal aux conditions de son milieu. Ainsi que le dit Claparède, « les réactions animales sont spontanées; est spontanée toute réaction qui est régie par la loi de l'intérêt momentané, qui se modifie (l'excitant restant le même) conformément aux besoins de l'organisme » (46). D'ailleurs, comme on l'a fait souvent remarquer, comment les espèces animales auraient-elles pu subsister s'il en était autrement?

Cependant, ici aussi, l'invraisemblable peut quelquefois être le vrai. Pourquoi *certaines réactions* ne seraient-elles pas exemptes de toute finalité? L'adaptation est-elle vraiment le principe et la fin de toute espèce de comportement? Ne peut-il pas y avoir, dans la série des actes dont est capable un être vivant quelconque, certaines réactions qui, dépendant accessoirement de la structure organique de cet être, n'aient aucun rôle adaptatif, et ne soient vraiment, comme le dit Loeb, que des « réactions », ni nuisibles, ni utiles, de simples réponses aux excitants externes? (47). Après tout, la perpétuation des espèces animales n'exige qu'en *gros* l'adaptation au milieu. Il n'est pas dit que, *dans le détail* des réactions, il en soit forcément de même: et nous connaissons, chez l'Homme lui-même, des réflexes qui n'ont rien d'adaptatif, comme le réflexe rotulien ou le clonus du pied.

Il est intéressant de voir, à cet égard, les réserves prudentes que fit Claparède en 1909. Cet auteur semble avoir été frappé par la justesse de certaines observations de

(46) Claparède, *Les Tropismes devant la Psychologie. Journal für Psychol. und Neurol.*, XIII, p. 152.

(47) *VI^e Congrès International de Psychologie*, p. 347.

Loeb, en particulier par celle qui concerne le Crustacé *Cuma Rathkii* (voir plus haut p. 33) qui vit normalement dans la vase de la baie de Kiel et qui cependant présente un phototropisme positif très fort. Aussi, prenant la parole dans la discussion qui suivit la lecture des mémoires sur les Tropismes, au VI[e] Congrès International de Psychologie, après avoir déclaré que, si les tropismes ne sont pas des réactions adaptatives, ils ne font pas partie du domaine psychologique, il ajoute: cependant Loeb et Bohn ont montré depuis quelques années des réactions où l'animal semble être irrésistiblement soumis aux forces extérieures; « ces faits ont vivement étonné les psychologues qui se figuraient que toute la vie mentale, et notamment les sentiments de plaisir et de douleur, d'attraction et de répulsion, sentiments qui sont bien un agent d'adaptation, avaient pour origine les premières réactions du protoplasma aux influences ambiantes » (48). Mais il ne condamne pas ces faits pour cela et attend de l'examen de faits nouveaux la solution des « problèmes fort curieux » que soulève l'existence des réactions décrites par Loeb et par Bohn, comme, par exemple, le suivant: « A partir de quel moment et comment l'organisme devient-il une machine adaptée? Quelle est l'origine première de ces impulsions, tendances, sentiments, qui sont conformes à l'intérêt biologique de l'animal? » (49).

Imitons cette prudence. Ce sont les faits qui, dans toutes ces questions, doivent décider. Et, dans ce but, examinons tout d'abord la portée des observations et des expériences faites par le principal adversaire de Loeb, Jennings.

(48) *VI[e] Congrès International de Psychologie*, p. 345.
(49) *Ibid.*, p. 345-346.

CHAPITRE III

LA THÉORIE DE JENNINGS

Tandis que la théorie de Loeb se présente comme un système où *l'a priori* tient une large place, celle de H.-S. Jennings au contraire, est un essai de synthèse de faits patiemment et minutieusement analysés, synthèse où les préoccupations métaphysiques ne jouent qu'un rôle tout-à-fait secondaire.

Jennings a lui-même caractérisé très exactement son attitude et l'a opposée à celle de Loeb dans ces lignes: « Loeb déclare, dans une récente publication, à propos de la notion de tropisme: « Mon but était d'analyser le comportement de l'animal d'un point de vue physico-chimique et de substituer les méthodes de la science moderne à l'anthropomorphisme du métaphysicien»... Mon propre but, au contraire, a été de mettre au jour, *comme les faits paraissaient le réclamer*, la complexité, la modificabilité, et le caractère adaptatif du comportement (the regulatory character of behavior) et de montrer que celui-ci est rebelle à toute explication schématique simple et uniforme » (1).

Jennings est donc moins un théoricien qu'un observateur. Cependant il a été l'un et l'autre. Il a voulu dégager, des faits qu'il avait longuement étudiés, une théorie générale du comportement des animaux à la lumière. Et il faut bien dire que, dans cette tentative, il a été beaucoup moins heureux que dans ses travaux d'analyse. Jennings théoricien est loin de valoir Jennings expérimentateur. Il

(1) *VI^e Congrès International de Psychologie*, p. 312.

expose assez mal ses idées, se sert de termes vagues ou impropres, oublie quelquefois un peu trop la complexité des phénomènes, qu'il avait cependant nettement reconnue, tient plutôt compte des analogies que des différences, même quand celles-ci éclatent pour ainsi dire aux yeux.

Bref, JENNINGS nous a laissé une théorie discutable, mais fondé sur des faits certains et correctement expliqués dans le détail.

I. — ORIGINE DE LA THÉORIE DE JENNINGS

Nous venons de dire que la théorie de Jennings a pour point de départ des faits, et non des idées. Mais il nous faut encore signaler que *les premiers faits qu'a étudiés Jennings ne sont pas ceux sur lesquels Loeb a échafaudé sa théorie.*

LOEB a étudié d'emblée le phototropisme des Métazoaires pour y retrouver les lois de l'héliotropisme végétal; JENNINGS a commencé par analyser le chimiotropisme des Protistes. Ensuite, LOEB a étendu sa théorie du phototropisme à ce qu'il a appelé par la suite les autres tropismes; chez JENNINGS, la théorie des réactions locomotrices des animaux à la lumière est une extension de sa théorie primitive des réactions des Protistes aux agents chimiques. Les deux conceptions, ayant ainsi des points de départ fort éloignés l'un de l'autre, il n'est pas étonnant qu'elles n'aient pu se rencontrer en chemin.

JENNINGS a commencé en 1897 ses études sur le chimiotropisme des Protistes. Il a observé d'abord les réactions des Paramécies. Ces Infusoires, dit-il, sont positivement chimiotropiques vis-à-vis de solutions acides faibles et négativement vis-à-vis de solutions acalines et de beaucoup de sels neutres.

Dans le premier cas, elles se rassemblent dans la goutte de solution que l'on a déposée dans l'eau où elles nagent; dans le second cas, elles évitent la goutte de solution. La répartition finale des individus, dans l'un et l'autre cas, présente, au microscope, un aspect caractéristique (fig. 7, 8).

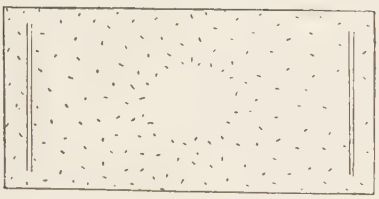

FIG. 7
Chimiotropisme négatif chez les Paramécies (effet d'ensemble).

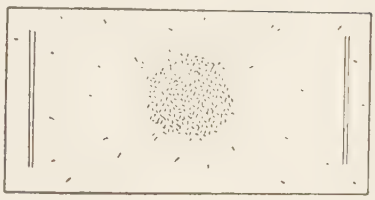

FIG. 8
Chimiotropisme positif (effet d'ensemble).

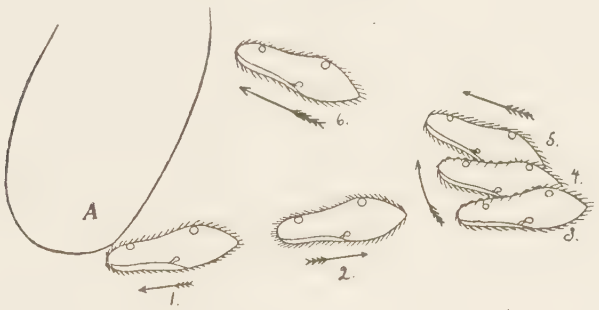

FIG. 9
Chimiotropisme négatif (réaction individuelle)

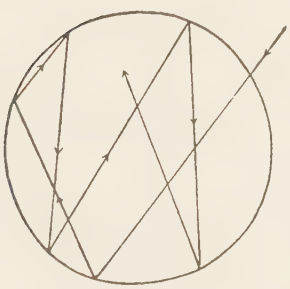

FIG. 10
Chimiotropisme positif (réaction individuelle)

D'après JENNINGS

Comment se forment ces répartitions? Pour le savoir, JENNINGS étudie attentivement le comportement des individus. Et il observe (fig. 9, 10):

1° tant que la Paramécie ne reçoit aucune stimulation du milieu, elle nage à peu près en ligne droite, en tournant autour de son axe longitudinal;

2° lorsqu'elle a atteint une zone où les substances ont des propriétés stimulatrices, elle réagit aussitôt et invariablement par un mouvement de recul. *Dans le cas du chi-*

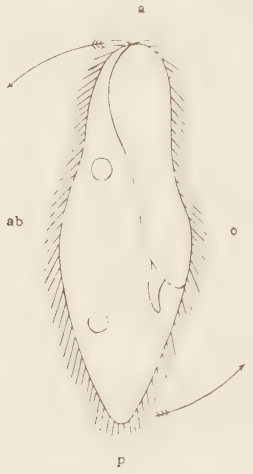

FIG. 11. — *Paramécie - Sens du pivotement.*
a: pôle antérieur — *p*: pôle postérieur — *o*: pôle oral — *ab*: pôle aboral.
D'après JENNINGS

miotropisme positif, c'est l'eau environnant la solution qui acquiert des propriétés stimulatrices pour l'animal qui sort de la goutte; dans le cas du chimiotropisme négatif, c'est la goutte de solution elle-même qui provoque les mouvements de recul.

Ces mouvements de recul s'opèrent de la manière suivante: le battement des cils de l'Infusoire change de direction, le sens de rotation de l'animal autour de son axe longitudinal se renverse, et l'animal recule sans se retourner; c'est en somme un mouvement hélicoïdal qui s'inverse.

3° Puis l'animal, après avoir reculé pendant un temps assez court, pivote d'un certain angle autour de ce que JENNINGS appelle son « axe transversal », et *toujours du même côté,* du côté de son corps opposé à celui où se trouve « sa bouche », et nommé à cause de cela le « *pôle aboral* » (2) (fig. 11).

4° Enfin, après ce pivotement, la Paramécie reprend son mouvement habituel et normal vers l'avant et nage en ligne droite.

Cette réaction, dans son ensemble (recul et pivotement), est appelée par JENNINGS *avoiding reaction* (réaction d'évitement). Elle est faite de « réflexes moteurs » (*motor reflex*), puisque tous les mouvements qui la constituent se répètent toujours identiques à eux-mêmes, à chaque stimulation, et dans un ordre immuable, tout comme des réflexes.

Ce mécanisme de l'*avoiding reaction* étant connu, il est facile de comprendre comment se forment les répartitions des Paramécies dans un milieu où se trouve une goutte de solution d'un agent chimique:

1° quand les Paramécies arrivent en contact avec une substance à action répulsive (chimiotropisme négatif), elles subissent des réflexes moteurs, reculent, pivotent, reprennent leur route dans une nouvelle direction, et ce manège se répète jusqu'à ce qu'elles ne trouvent plus la goutte devant elles; elles se répartissent donc finalement dans tout le milieu environnant.

2° Quand les Paramécies entrent en contact avec une substance « attractive » (chimiotropisme positif), *elles ne subissent aucun réflexe moteur* et continuent leur route. L'*avoiding reaction* n'a lieu que lorsque les Paramécies

(2) JENNINGS distingue, chez les Paramécies, une *double polarité*: une polarité « locomotrice », le pôle antérieur étant celui qui, d'ordinaire, dans la locomotion, est tourné vers le point de l'espace où se dirige l'animal, le pôle postérieur étant la partie opposée du corps; et une polarité « morphologique », le pôle oral étant la partie où se trouve l'orifice buccal, le pôle aboral, la partie diamétralement opposée. L'axe « longitudinal » est défini par la polarité « locomotrice »; l'axe « transversal » est perpendiculaire à la fois à l'axe longitudinal et à la ligne des pôles oral et aboral. — Chez la plupart des animaux, comme on le sait, il n'y a en somme qu'une polarité, le pôle antérieur et le pôle oral coïncidant à peu près.

atteignent le bord opposé de la goutte: c'est le contact de l'eau pure qui déclenche les réflexes moteurs. Dès lors, quelles que soient ensuite les directions que prendront les Paramécies, elles subiront toujours les mêmes réactions à toutes les fois qu'elles seront près de sortir de la goutte. Celle-ci joue donc le rôle d'un piège et toutes les Paramécies finiront par s'y rassembler.

Les conséquences que JENNINGS tire de ces observations sont très importantes:

1° *Il n'y a pas, à proprement parler, de réactions positives chez les Paramécies.* On ne peut pas dire non plus qu'il existe des substances à action « attractive ». Il n'existe que des *réactions négatives* et des *substances répulsives* (3).

En effet, une Paramécie ne « cherche » pas, dans le milieu environnant, des zones où les conditions lui soient favorables; elle ne fait qu'éviter certaines régions où les conditions lui sont *peut-être* défavorables.

2° Les réflexes moteurs sont dus à des *changements dans les conditions environnantes.* Il s'agit donc de réactions dues à une *sensibilité à la variation* des conditions, que JENNINGS identifiera par la suite à la « sensibilité différentielle » de LOEB et de BOHN.

3° *La trajectoire suivie par la Paramécie est absolument imprévisible.* C'est une affaire de chance ou de hasard. En effet, la direction nouvelle que prend la Paramécie à la suite de son pivotement dépend de l'orientation, vis-à-vis de l'espace environnant, qu'a son pôle aboral au moment où elle pivote. Et cette orientation est due à la position purement fortuite qu'occupe le pôle aboral au moment où l'animal, dans son mouvement hélicoïdal, rencontre la substance répulsive. JENNINGS, pour bien marquer sa pensée, emploie une formule saisissante: « Tout le processus est une apothéose du hasard (an apotheosis of chance) » (4).

4° *L'agent externe n'exerce directement aucune action orientante sur le corps de l'animal.* Il ne fait que déclencher

(3) JENNINGS, *Studies II, Amer. Journ. Physiol.*, II, p. 315.
(4) JENNINGS, *Studies II, Amer. Journ. Physiol.*, II, p. 329.

des réflexes moteurs qui conduisent l'animal dans des directions imprévisibles. S'il y a une *apparence* d'orientation ou de mouvements orientés, ce ne peut être que dans les *mouvements d'ensemble* des populations de Paramécies. Les répartitions finales des individus dépendent, en effet de la nature et de disposition des zones où se trouvent les substances chimiques agissantes, et, dans bien des cas, les populations entières paraissent orientées. Mais les individus eux-mêmes ne le sont pas pour cela (5).

5° *Les causes essentielles de la réaction sont internes.* Ce sont des propriétés physiologiques de l'individu, propriétés sensorielles (sensibilité à la variation du milieu) et propriétés motrices (réflexes de recul et de pivotement).

Les causes externes ne sont que des causes occasionnelles. Les agents chimiques ne font qu'exciter ou irriter, c'est-à-dire déclencher des réflexes dont l'existence dépend avant tout de l'organisation spécifique de l'animal.

Les réactions des Paramécies aux agents chimiques ne sont donc, en fin d'analyse, pas autre chose que des réflexes, des réflexes comme ceux que l'on trouve chez tous les animaux.

II. — Extension de la théorie des réactions motrices des Protistes vis-a-vis des substances chimiques aux réactions motrices des animaux a la lumière.

Après avoir étudié ainsi les réactions de Protistes aux agents chimiques, Jennings passe à l'analyse des réactions des Protistes à la lumière. Il y retrouve, dit-il, les mêmes phénomènes et les mêmes facteurs.

Ses observations ont porté principalement sur un Infusoire Cilié, le *Stentor coeruleus* (fig. 12) et un Flagellé vert, l'*Euglena viridis* (fig. 13). Le premier réagit négativement à la lumière, la seconde positivement, si l'intensité lumineuse n'est pas trop forte. Examinons de près le détail de ces réactions (6).

(5) Jennings, *Studies VI, Amer. Journ. Physiol.*, III, p. 397 et suiv.
(6) Jennings, *Behavior of the lower Organisms*, ch. VIII.

1° *Réactions du Stentor.* Soit une cuve de verre (fig. 14), éclairée latéralement par des rayons parallèles, sauf dans une de ses parties qui se trouve à l'ombre d'un écran opaque. Des Stentors y nagent, en tous sens tant qu'ils restent dans la partie obscure. Mais, dès que, fortuitement, ils atteignent la zone éclairée, on les voit opérer un mouvement de recul, une chute brusque, puis pivoter d'un certain angle autour de l'extrémité postérieure de leur corps,

FIG. 12. — *Stentor cœruleus.*

FIG. 13. — *Englena viridis.*
La lettre *S* désigne le « stigma ».

D'après DOFLEIN
Lehrbuch der Protozoenkunde 5te *Auflage.* Iena, 1929

et progresser dans une nouvelle direction, leur partie antérieure (péristome) en avant (fig. 14). C'est exactement l'*avoiding reaction* des Paramécies en contact avec une goutte de substance répulsive.

Pas plus que dans le « chimiotropisme » des Paramécies, on n'observe, dans le « phototropisme » des Stentors, d'orientation causée mécaniquement par l'agent externe. Cependant, dans certains cas, les Stentors semblent s'orienter par rapport aux rayons lumineux. Ainsi, dans un champ lumineux à peu près uniforme, sans partie

obscure (par exemple un tube de verre éclairé longitudinalement par une lampe qui se trouve à l'une de ses extrémités), les Stentors nagent dans la direction opposée à celle d'où vient la lumière et se rassemblent au bout du tube le plus éloigné de la source (7).

L'explication de ce phénomène ne requiert aucun autre facteur que ceux de l'*avoiding reaction:* la partie antérieure du corps du Stentor est plus sensible à la lumière

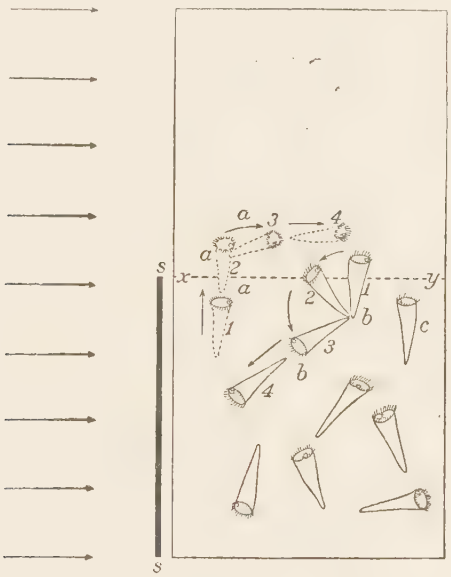

FIG. 14. — Réactions du *Stentor.*
D'après JENNINGS

que le reste du corps; toute augmentation d'éclairement sur cette partie cause une avoiding reaction; ces réactions peuvent, en se répétant, placer le corps de l'animal de telle manière que la partie antérieure soit à l'ombre du reste du corps; à ce moment les réactions cessent et l'animal nage comme il est orienté, c'est-à-dire dans le sens des rayons lumineux et vers la région de l'espace opposée à celle où se trouve la source.

(7) *Ibid.*, p. 133.

Dans la figure 14, que nous empruntons à JENNINGS, on voit aussi un Stentor, désigné par la lettre *a*, que le hasard d'un pivotement a orienté dans la lumière.

Ainsi, toutes les réactions des Stentors à la lumière s'expliquent par des réflexes moteurs, déclenchés par une augmentation de l'éclairement sur le corps de l'animal, et principalement sur sa partie antérieure.

2° *Réactions de l'Euglène.* Chez les Euglènes les choses se passent à peu près de la même manière. La seule différence, c'est que l'*avoiding reaction* est déclenchée par une

FIG. 15. — Réactions de l'Euglène.
D'après JENNINGS

diminution de l'éclairement et non par une augmentation.

Les Euglènes nagent aussi en tournant autour de leur axe longitudinal. Leur progression ressemble à celle d'une hélice. Si on les éclaire avec des rayons dont la direction fait un certain angle avec leur axe de marche (fig. 15), il est évident que, par suite de ce mouvement hélicoïdal, chaque partie de la surface de leur corps sera alternativement à la lumière et à l'ombre. Or, toutes les parties du corps de l'Euglène ne sont pas également sensibles à la lumière, tant s'en faut : « Exactement comme chez nous-mêmes, la partie de ces organismes la plus sensible à la

lumière se trouve *sur un des côtés de la partie antérieure;* ceci a été pleinement démontré. Cette partie sensible peut alors être comparée, aussi bien au point de vue de sa position qu'au point de vue de sa senbilité, à nos propres yeux » (8).

Donc, dans sa marche hélicoïdale, l'Euglène présentera tour à tour à la lumière et à l'ombre la partie la plus sensible de son corps. A toutes les fois que cette partie passera de la lumière à l'ombre, elle subira une *diminution* d'éclairement et cette diminution déclenchera aussitôt une *avoiding reaction.*

En quoi consiste cette réaction chez l'Euglène? En un simple pivotement autour du pôle postérieur. Il n'y a pas ici de mouvement de recul préalable. L'axe longitudinal du corps de l'animal décrit une surface conique et son pôle antérieur un cercle (fig. 15). Pendant ce pivotement il arrive nécessairement un moment où le côté le plus sensible du pôle antérieur se trouve en pleine lumière; aussitôt l'avoiding reaction cesse et l'animal reprend sa progression dans la direction vers laquelle il se trouve orienté à ce moment. Mais, un instant après, la même réaction de pivotement va se reproduire, car le mouvement de rotation du corps autour de son axe longitudinal provoquera immanquablement une diminution d'éclairement sur la partie sensible. Finalement, d'avoiding reaction en avoiding reaction, la trajectoire de l'animal se courbera vers la région d'où vient la lumière; elle viendra peu à peu coïncider avec la direction des rayons lumineux.

A partir de cet instant, il n'y aura plus d'avoiding reactions, *car le pôle antérieur de l'animal sera toujours également éclairé, dans toutes ses parties,* pendant la rotation autour de l'axe longitudinal. L'Euglène continuera alors sa marche vers la lumière, rien ne pouvant désormais lui faire prendre une autre direction.

Il y a donc des analogies tout-à-fait remarquables entre les réactions des Paramécies aux agents chimiques d'une

(8) *VI^e Congrès International de Psychologie,* p. 318. — Cette partie très sensible à la lumière dont parle JENNINGS est ce que l'on appelle le *stigma* de l'Euglène. C'est, croit-on, une sorte d'œil rudimentaire (fig. 13).

part, et les réactions de *Stentor* et d'*Euglena* à la lumière d'autre part. D'un côté comme de l'autre, la locomotion est dirigée par l'action de deux facteurs physiologiques, la sensibilité de l'animal aux variations d'intensité de l'excitant, les réflexes moteurs déclenchés par ces variations d'intensité et se produisant toujours de la même manière.

Poursuivant ses recherches, JENNINGS observe des phénomènes à peu près identiques chez les Métazoaires inférieurs (Hydres, Planaires, etc...). De tous les enseignements qu'il tire de ses observations il fait une synthèse, que nous appellerons son *premier schéma explicatif des réactions des animaux à la lumière*. C'est une véritable théorie physiologique, dont voici les principaux points :

1° Les réactions des animaux à la lumière (orientation, locomotion, répartition finale dans le milieu) s'expliquent par des *réflexes moteurs*, propres à chaque espèce, déclenchés par des *variations d'intensité* de la lumière.

2° *Les causes internes*, ou *facteurs physiologiques*, doivent être mises au premier plan, comme dans le chimiotropisme des Paramécies. « L'animal réagit toujours, dit JENNINGS, comme un individu et non comme une substance » (9). « La nature de ses réactions est conditionnée par son mécanisme interne et les différences structurales de son corps ».

Pour donner plus de force à sa pensée et distinguer plus nettement ses conceptions de celles de LOEB, JENNINGS invente lui aussi un « modèle mécanique », dont la description, quoique très brève, répond trait pour trait à la description de la machine loebienne : « Les réactions de ces animaux peuvent être le plus justement comparées à l'action d'une machine dans laquelle les roues *sont disposées pour tourner dans une seule direction*, quelle que soit la nature de la force qui leur donne le mouvement » (10).

Tandis que dans la machine animale de LOEB, c'est l'agent physique qui dirige lui-même le mouvement des roues, c'est-à-dire des appendices locomoteurs, dans celle

(9) JENNINGS, *Studies III, Amer. Naturalist*, 33, p. 389.
(10) *Ibid.*, p. 389.

de JENNINGS, l'agent physique ne fait que déclencher des mouvements qu'il ne peut diriger, car leur direction dépend des propriétés anatomo-physiologiques de l'organisme. Et, dans ces conditions, si l'animal finit par prendre, puis conserver, une certaine orientation, c'est que l'agent physique, venant toujours d'une certaine région de l'espace, provoque certaines perturbations définies de la marche de l'animal tant que celui-ci n'a pas pris l'orientation en question.

3° Ces facteurs internes ou physiologiques peuvent varier suivant les « états physiologiques » de l'animal. C'est ce qui se produit, par exemple, dans le phénomène du *changement du signe de la réaction.* Un animal comme l'Euglène est positif quand l'intensité lumineuse n'est pas trop forte; il devient négatif dès que l'intensité dépasse un cerain degré; les avoiding reactions se produisent alors quand, par suite du mouvement hélicoïdal de l'animal, l'éclairement *augmente* sur la partie particulièrement sensible de son rôle antérieur; la réaction est donc inversée et l'animal fuit la lumière. Cette inversion de la réaction doit dépendre de quelque changement de l'état physiologique de l'animal, causé par la trop forte intensité lumineuse. La rémanence d'excitations antérieures peut avoir des effets analogues chez d'autres animaux.

4° Les réactions des animaux à la lumière sont donc, selon JENNINGS, bien loin de présenter généralement les caractères que LOEB avait considérés comme essentiels. Néanmoins, il ne faudrait pas croire, dit JENNINGS, que le phénomène de l'orientation tropique loebienne ne se rencontre jamais. Il y a des cas où, réellement, la contraction des muscles plus grande d'un côté que de l'autre du corps de l'animal oriente aussitôt et directement, c'est-à-dire mécaniquement, celui-ci. Cela se produit chez les Planaires, par exemple. Mais, dans ce cas, l'animal tourne aussi bien vers sa droite que vers sa gauche: cela dépend de l'incidence de la lumière. Au contraire, chez les Stentors et les Euglènes, l'organisme tourne toujours du même côté, quelle que soit l'incidence de la lumière, pourvu que l'action

de celle-ci provoque les réflexes moteurs en agissant sur les parties sensibles du corps de l'animal. C'est pour cela que, bien souvent, le premier effet de la réaction est d'éloigner l'animal de l'orientation finale, au lieu de l'en rapprocher (11).

Mais le phototropisme loebien n'est qu'une exception. On observe très peu, chez les animaux inférieurs, de ces phénomènes d'orientation rigoureuse, dans le sens des rayons, que l'on puisse rapporter à des excitations symétriques de part et d'autre du plan de symétrie de l'animal. La progression hélicoïdale des Protistes exclut cette hypothèse. La marche des Crabes fournit un exemple frappant de ce fait qu'un animal peut se diriger vers la lumière sans être obligatoirement orienté axialement dans le sens des rayons. En considérant l'ensemble du règne animal, on pourrait dire que « sans aucun doute, 95 % ou plus » des réactions motrices aux agents physiques ne sont pas des tropismes au sens de Loeb (12).

Et Jennings conclut à ce sujet: « *La position symétrique est un incident de la réaction, et non pas son essence* » (13).

5° Les réactions motrices des animaux à la lumière, quelle que soit leur nature (orientation tropique loebienne ou réflexes moteurs) n'en sont pas moins des *mouvements forcés*. Mais cette expression ne doit pas être entendue exclusivement au sens de Loeb, pour qui « mouvements forcés » signifiait: réactions entièrement déterminées par l'agent physique. Pour Jennings, un mouvement forcé, c'est tout simplement un *mouvement irrésistible*. Or, les réactions à la lumière sont des réflexes; et tout réflexe, qui n'est pas inhibé par un autre réflexe, se produit irrésistiblement à la suite de son excitation normale. Donc les réactions à la lumière sont des mouvements forcés ou irrésistibles. Et, en général, « toute cause de mouvement est irrésistible s'il n'y a rien qui lui résiste » (14).

(11) *VI^e Congrès International de Psychologie*, p. 317.
(12) *Ibid.*, p. 311.
(13) *Ibid.*, p. 324.
(14) *Ibid.*, p. 316.

III. — Théorie générale des réactions des animaux a la lumière

Nous venons d'exposer, sous le nom de « premier schéma explicatif » de Jennings, une véritable théorie des réactions des animaux à la lumière.

C'est une théorie *physiologique*, car Jennings n'y fait intervenir que des facteurs physiologiques. Et, comme le principal de ces facteurs, celui que l'on retrouve dans toutes les réactions étudiées par Jennings, est le réflexe de pivotement, et que ce réflexe dépend d'une polarité anatomo-physiologique de l'organisme, nous pensons que le nom qui convient le mieux à cette théorie est celui de: *théorie de la polarité physiologique.*

Si Jennings s'en était tenu à ce premier schéma explicatif, il est probable que la plupart des critiques qui sont tombées par la suite sur son œuvre comme une grêle, n'auraient jamais vu le jour. Car, ce qui fait le grand mérite de ce schéma, c'est qu'il dépend étroitement d'un grand nombre d'observations bien faites, et faites sans idées préconçues.

Mais Jennings a été plus loin. Il a voulu incorporer ses observations sur les réactions des animaux à la lumière à une théorie générale du comportement animal. Ce faisant, il a été amené à user de notions *psychologiques*, c'est-à-dire de notions empruntées au psychisme de l'Homme, et à mêler des interprétations « *subjectives* » à ses observations premières qui avaient un caractère rigoureusement objectif. Et, comme nous l'avons déjà indiqué au début de ce chapitre, il a été beaucoup moins heureux dans cette seconde partie de son œuvre que dans la première.

Or, c'est surtout sous cette deuxième forme que la théorie de Jennings est connue. On l'a appelée *théorie des essais et erreurs*. Ce n'est peut-être pas, comme nous le verrons, la désignation qui lui convient le mieux. Mais, le seul fait que l'on ait pu la lui donner, montre suffisamment que cette deuxième forme de sa théorie procède d'un esprit nettement différent de celui qui présidait à l'élaboration de la première.

Ces remarques expliquent les violentes critiques que l'on a adressées à JENNINGS et l'espèce de discrédit où est tombée sa théorie d'ensemble des réactions des animaux à la lumière. Ce discrédit est, à notre avis, injustifié. JENNINGS s'est plaint à maintes reprises du traitement qui lui était infligé; il déclare qu'on ne l'a pas compris (15). Mais, s'il n'a pas été compris, il y a de sa faute, à lui tout le premier.

Il est, en effet, difficile, dans son ouvrage principal: *Behavior of the lower organisms* (1906), de faire le départ entre ce que nous avons appelé sa « théorie de la polarité physiologique » et ce que l'on appelle sa « théorie des essais et erreurs »; elles y sont intimement mêlées. Dans ces conditions, les contempteurs des notions psychologiques devaient être presque fatalement amenés à les rejeter l'une et l'autre.

Mais ce qui prouve bien qu'on aurait pu les dissocier, c'est que, dans les premiers articles de JENNINGS », il n'est guère question que de la première; et que, dans ses articles de 1909, les derniers, il réfute les objections de LOEB et de BOHN en s'appuyant presque exclusivement sur celle-ci.

D'ailleurs, certains auteurs ont su faire la distinction que nous indiquons. Ainsi GOLDSMITH (16), expose la théorie de JENNINGS sous sa forme *physiologique* seulement ,et déclare que l'appellation « théorie des essais et erreurs » est assez mal choisie pour la qualifier.

Nous croyons donc qu'il faut, pour voir clair dans l'œuvre de JENNINGS, et pour être plus juste à son égard qu'on ne l'est souvent, distinguer nettement, plus nettement qu'il ne l'a fait lui-même, *deux* théories des réactions des animaux à la lumière: 1° une *théorie physiologique* ou « de la polarité physiologique »; 2° une *théorie psychologique* ou « théorie des essais et erreurs ».

C'est cette deuxième théorie que nous allons exposer maintenant, dans ses grandes lignes.

(15) *VI^e Congrès International de Psychologie*, p. 319, et: JENNINGS, *Comparative Psychology, Amer. Naturalist*, 43, *passim*.

(16) GOLDSMITH, *La Psychologie comparée*, p. 171 surtout.

L'idée essentielle de cette théorie psychologique du comportement des animaux à la lumière est que ce comportement est fait de *réactions adaptatives*. JENNINGS ne semble pas être arrivé du premier coup à concevoir la généralité de ce caractère adaptatif. Il n'y est parvenu que peu à peu, en rassemblant de multiples observations et en tâchant de leur trouver une interprétation simple et générale.

Ici encore le point de départ des idées de JENNINGS est à chercher dans ses observations sur le chimiotropisme. Dès 1899, il montre qu'il existe une certaine relation entre le *pouvoir répulsif* et le *pouvoir destructeur* des substances chimiques qui repoussent les Paramécies. Mais il remarque que le principal facteur qui cause la réaction motrice négative n'est pas le pouvoir destructeur de la substance, c'est tout simplement sa *nature chimique:* deux substances ayant un égal pouvoir destructeur n'ont pas un égal pouvoir répulsif; celles qui sont alcalines sont plus répulsives que les autres, quels que soient leurs effets destructeurs (17).

L'année suivante, il se demande pourquoi, lorsqu'un Infusoire rencontre par hasard une goutte de substance dite attractive, il ne réagit pas par une *avoiding reaction*, tandis qu'au contraire cette réaction se produira lorsqu'il rencontrera le bord opposé de la goutte; et il répond: « Cette question est, bien entendu, ici comme partout où il s'agit de réflexes moteurs, impossible à résoudre (unanswerable); déterminer quelles actions peuvent causer un réflexe moteur est toujours, dans chaque cas, une affaire d'expérience (18).

Mais le ton change complètement en 1906: « la question fondamentale qui se pose au sujet de cette sorte de comportement est la suivante: pourquoi l'organisme rejette-t-il certaines conditions et en accepte-t-il d'autres? Nous pensons que l'animal rejette, dans l'ensemble, les choses

(17) JENNINGS, *Studies IV, Amer. Journ. of Physiol.*, II, p. 379.
(18) JENNINGS, *Studies VI, Amer. Journ. of Physiol.*, III, p. 400.

qui lui sont préjudiciables (injurious) et accepte celles qui lui sont favorables (beneficial) » (19).

Dans le cas de réactions aux substances chimiques, il faut considérer pour chaque substance une *concentration optima,* qui est celle pour laquelle l'animal *ne réagit pas,* qu'il vienne soit de zones de concentration plus faible, soit de zones de concentration plus forte. Pour les acides et les autres substances dites « attractives », la concentration optima a une valeur qui est loin d'être négligeable; mais pour les autres substances, la concentration optima est égale à zéro. (*Ibid.*, p. 66-67). Les Infusoires reculeront donc devant des acides concentrés, mais non devant des acides très dilués; ils reculeront devant l'eau pure lorsqu'ils viendront de zones où l'acide est à la concentration optima; et, enfin, ils reculeront toujours devant des substances alcalines, quel que soit le degré de leur concentration.

Donc, l'interprétation nouvelle de Jennings transforme les réflexes moteurs du chimiotropisme en *réactions adaptatives.* Nous ne discuterons pas le bien fondé de cette interprétation. Mais nous allons montrer comment Jennings l'étend aux réactions motrices des Stentors et des Euglènes à la lumière.

Dans le cas du Stentor, cette interprétation psychologique ne soulève aucune difficulté: le Stentor fuit toujours la lumière; il est manifeste qu'il ne peut en supporter l'action sur son péristome; tout nous pousse à conclure qu'elle lui est nuisible en quelque manière. Cette liaison de la réaction phototropique négative à une certaine gêne physique nous paraît tellement simple et évidente, ainsi que nous avons déjà eu l'occasion de le dire (voir p. 15), qu'il est inutile d'insister. Les réactions négatives du Stentor sont donc, à n'en pas douter, adaptatives.

Dans le cas de l'Euglène, l'interprétation est plus délicate. Certes quand la lumière est très forte, comme la lumière solaire directe, l'Euglène réagit négativement à la manière du Stentor. C'est encore une réaction de fuite, donc une réaction adaptative. Son apparition à partir d'un certain degré de l'intensité lumineuse en est un indice

(19) Jennings, *Behavior of the lower Organisms,* p. 109.

indiscutable. Mais, quand la lumière n'est pas trop forte, l'Euglène devient positive, c'est-à-dire que ses *avoiding reactions* l'éloignent de l'ombre et la font aller vers la lumière. Comment interpréter ce dernier fait?

A priori, on peut concevoir *deux* types d'interprétation: le premier consiste à imaginer que les réactions (les « avoiding reactions » déclenchées par la diminution de l'éclairement) qui conduisent l'animal vers la lumière, ne sont possibles qu'au-dessous d'un certain degré-limite de l'intensité lumineuse, que nous appellerons *intensité maximale,* et, qu'au-dessus, les réactions de fuite inhibent les réactions positives. Le second consiste à penser que l'intensité lumineuse correspondant à celle que nous avons appelée maximale est, en réalité, une *intensité optimale,* c'est-à-dire que toute intensité « supra-optimale » cause des réactions de fuite, tandis que toute intensité « infra-optimale » cause des réactions positives tendant à rapprocher l'animal des régions où règne l'intensité optimale, *celle qui lui convient le mieux.*

Si l'on adopte le premier type d'interprétation, les réactions positives n'ont rien de nécessairement adaptatif; seules les réactions négatives possèdent ce caractère. Si l'on adopte le second, toutes les réactions sont adaptatives.

Jennings, emporté par son élan, passe sans la voir par-dessus la première interprétation, adopte la seconde et conclut qu'il y a une intensité lumineuse optima pour l'Euglène, exactement comme il y a, selon lui, une concentration optima des acides pour les Paramécies (20).

Bref, les réactions motrices à la lumière sont, pour Jennings, toutes adaptatives et leur déterminisme est partout le même: chez Stentor, les réactions motrices portent l'organisme vers l'ombre, car l'intensité lumineuse optima est, pour cette espèce, égale à zéro; chez l'Euglène, les réactions motrices portent l'organisme tantôt vers l'ombre, tantôt vers la lumière, suivant que celle-ci a une intensité supra-optimale ou infra-optimale; car, pour cette espèce, l'intensité lumineuse optima a une certaine valeur. En un

(20) Jennings, *Behavior of the lower organisms,* p. 140.

mot, *l'organisme tend toujours à aller vers les conditions les meilleures.*

En conséquence, l'animal réagit aux variations d'intensité des agents physiques, ou aux « changements des conditions environnantes » comme s'il faisait des *essais* au hasard, suivis d'*erreurs* (ou de réussites, suivant le cas): « Aussi bien chez les organismes négatifs (Stentor) que chez les organismes positifs (Euglena) la cause qui détermine la réaction est un changement de l'intensité de la lumière, et la réaction a lieu par la méthode usuelle de l'exécution de mouvements variés, soumettant l'animal sucessivement à différentes conditions. Si la partie sensible antérieure est soumise alternativement à la lumière et à l'ombre, l'organisme essaie (*tries*) d'autres directions de mouvement, jusqu'à ce qu'il trouve une direction dans laquelle de tels changements ne se produisent pas. Chez Stentor, c'est une augmentation de lumière qui cause cette réaction; chez Euglena, c'est ordinairement une diminution qui cause la réaction, quoique lorsque la lumière est trop forte, une augmentation puisse avoir le même effet » (21).

D'où l'emploi de l'expression *méthode des essais et erreurs* empruntée, dit JENNINGS, au comportement des animaux supérieurs pour désigner les réactions locomotrices des animaux inférieurs aux agents physiques (22).

Les réactions des animaux ont donc partout les mêmes caractères: éviter ce qui est nuisible, rechercher ce qui est utile. Chez l'Homme, ce choix est conscient, dirigé par des idées ou des représentations. Chez les Animaux, surtout les animaux inférieurs il n'y a pas, à proprement parler, de recherche de l'utile, mais une sélection, faite au hasard, des conditions favorables: « Quand l'organisme est soumis à un stimulus irritant, il essaie plusieurs voies qui puissent le débarrasser de ce stimulus jusqu'à ce qu'il en trouve une qui lui soit favorable » (23).

Mais la cause première des réactions est identique par-

(21) *Ibid.*, p. 141.
(22) JENNINGS, *Comparative Psychology, Amer. Naturalist*, 43, p. 267.
(23) JENNINGS, *Behavior of the lower Organisms*, p. 263.

tout: « Tout le long de l'échelle animale, de l'Amibe et des Bactéries à l'Homme, nous voyons que les organismes réagissent négativement aux agents nuisibles. Chez l'Homme et les Animaux supérieurs, on dit ordinairement que de telles réactions sont dues à la *douleur*. Chez les organismes inférieurs, les faits objectifs sont analogues et conduisent naturellement à cette idée qu'ils dépendent d'un état physiologique semblable à celui dont dépendent les réactions des formes supérieures. Qu'il y ait des concomitants subjectifs à ces états physiologiques, chez les animaux autres que nous-mêmes, nous ne le savons bien entendu pas du tout... » (24). Mais il n'est pas défendu de le penser.

IV. — Critique de la théorie de Jennings

Les principales critiques qui ont été adressées à la théorie de Jennings l'ont été par Loeb et par Bohn. Jennings a répondu vigoureusement; il en est résulté une polémique assez confuse où, comme il arrive souvent, chacune des parties s'est préoccupée avant tout de consolider sa position (25).

La distinction que nous avons faite entre les deux formes de la théorie de Jennings, sa forme physiologique et sa forme psychologique, nous permettra d'apporter quelque clarté dans cette discussion. Nous montrerons que si la première forme résiste victorieusement aux assauts de Loeb et de ses partisans, la seconde doit être en partie abandonnée, non pour les raisons qu'ont invoquées les adversaires de Jennings, mais pour des raisons qui ont échappé aux uns et aux autres, aux Loebiens comme à Jennings lui-même.

Pour ce faire, nous passerons en revue les principales critiques de Loeb et de Bohn. Nous les grouperons sous deux chefs:

(24) *Ibid.*, p. 332.

(25) Au sujet de cette polémique, voir les articles et ouvrages déjà cités: Loeb, *VI^e Congrès*; Bohn, *VI^e Congrès* et: *La naissance de l'Intelligence*; Jennings, *VI^e Congrès* et: *Comparative Psychology, Amer. Naturalist*, 43.

1° Jennings méconnaît les tropismes (au sens de Loeb) et explique toutes les réactions des animaux à la lumière par la sensibilité différentielle. Cette critique s'adresse exclusivement à la « théorie physiologique » de Jennings.

2° Jennings fait intervenir des notions psychologiques et finalistes et ne croit pas au déterminisme. Cette critique s'adresse plus particulièrement à sa « théorie psychologique ».

1° *Méconnaissance des tropismes, etc...* — Il est sûr que Loeb et Bohn sont allés trop loin en affirmant que Jennings ne sait pas ce que c'est qu'un tropisme. En réalité, Jennings n'ignore rien de la théorie de Loeb; il l'a fort bien comprise; mais il déclare qu'il ne retrouve que rarement dans les faits les caractères du phototropisme loebien (26).

Cette attitude de Jennings est très admissible: un observateur respectueux des faits, comme il l'était, ne pouvait en avoir une autre. Cependant on peut se demander s'il a pleinement raison de dire que 95 % des réactions animales n'ont rien de commun avec les tropismes loebiens. Car, enfin, il s'est presque exclusivement borné, dans ses recherches sur le phototropisme, à l'étude des réactions des Protistes, lesquelles ne présentent, comme il l'a bien montré, pour ainsi dire jamais les aspects caractéristiques du tropisme loebien (sauf en ce qui concerne la loi des résultantes (27). Loeb, au contraire, a surtout étudié les Méta-

(26) Jennings, *VI^e Congrès*, p. 311-312, et: *Comparative Psychology, Amer. Naturalist*, 43, p. 630 et 633.

(27) Mais Jennings voit dans l'application de la loi des résultantes aux réactions tropistiques des Protistes un cas particulier de sa théorie: l'animal éclairé des deux côtés finit par prendre une orientation telle que sa rotation autour de son axe longitudinal ne produise plus de variations dans l'intensité des excitations qu'il reçoit. Cette interprétation a été confirmée par les belles recherches de S.-O. Mast sur une forme coloniale de Flagellés verts, le *Volvox*: les Volvox sont composés d'un grand nombre d'individus ou *zoïdes*, possédant chacun un « stigma » et deux flagelles. L'ensemble de la colonie a la forme d'une sphère légèrement allongée et nage en tournant autour de son axe longitudinal (le plus grand diamètre). La progression de la colonie est due au fait que les flagelles battent obliquement vers l'arrière. L'orientation de la colonie est due à des changements de direction des battements des flagelles qui se produisent quand, la lumière arrivant latéralement, les zoïdes passent,

zoaires (chenilles, larves de mouches, Vers, Hydraires, etc.), et il est fort possible que, chez ces animaux, à symétrie bilatérale pour la plupart, les phénomènes qu'il décrit aient une plus ou moins grande généralité.

Il n'y a donc qu'un examen plus complet des faits qui puisse trancher la question. Après seulement nous pourrons dire si la théorie de JENNINGS s'applique à la grande majorité des réactions des animaux à la lumière, ou si celle de LOEB « ne nous est pas d'un grand secours pour comprendre le comportement des animaux inférieurs » (28).

D'autre part LOEB et BOHN ont reproché à JENNINGS de vouloir expliquer toutes les réactions des animaux à la lumière par la sensibilité différentielle. C'est ici que la querelle devient vraiment confuse. Nous allons montrer que cette confusion a pour cause principale un usage défectueux de termes de la part de JENNINGS.

JENNINGS se sert des expressions *changement dans les conditions environnantes* (changes in the environmental conditions) pour désigner la cause externe des réactions motrices qu'il décrit, et *sensibilité différentielle* pour désigner la sensibilité de l'animal à ces changements. Ce sont des expressions bien mal choisies quand on les prend dans le sens général que leur a donné JENNINGS. En effet, si elles conviennent très bien pour caractériser les conditions du chimiotropisme des Paramécies ou celles du phototropisme négatif du Stentor, elles ne conviennent pas du tout pour caractériser les conditions des réactions positives de l'Euglène. Car, dans le premier cas, il y a bien un change-

par suite du mouvement de rotation, à l'ombre de la partie éclairée de la colonie. Dans un champ lumineux constitué par des rayons parallèles venant de deux directions faisant entre elles un certain angle, le Volvox se dirige vers le milieu de l'angle si l'intensité de la lumière est égale de part et d'autre, etc... Les changements de direction des battements des flagelles de chaque zoïde, qui orientent la colonie entre les deux lumières, se produisent tant que l'intensité de l'éclairement n'est pas la même sur les deux côtés de la colonie. (MAST, *Light and the Behavior*, etc..., p. 136 et sq.). L'orientation vis-à-vis de deux sources de lumière, chez les Protistes, s'explique donc par des changements de direction des mouvements réflexes et non par des variations de contraction des diverses parties ou appendices de l'individu.

(28) JENNINGS, *Comparative Psychology, Amer. Naturalist*, 43, p. 630.

ment *dans les conditions du milieu* quand l'animal passe de l'eau pure dans la goutte de substance en solution ou quand il passe de l'ombre à la lumière; mais, dans le second cas, il n'y a pas de changement dans le milieu, il n'y a qu'un changement *dans les excitations que reçoit l'animal,* lequel se produit lorsque, par suite de sa rotation autour de son axe longitudinal, la partie sensible de son pôle antérieur passe de l'obscurité à la lumière ou vice-versa (29).

On objectera peut-être que la distinction que nous faisons ici entre: *changement dans le milieu,* et: *changement dans les excitations que reçoit l'animal,* n'a pratiquement pas beaucoup d'importance, car, d'une manière comme d'une autre, l'animal subit quelque variation d'excitation et que c'est cela seul qui compte.

Cette objection est justifiée dans certains cas, et ces cas sont précisément ceux des Protistes qu'a étudiés Jennings. Ainsi l'Euglène réagit de la même manière, c'est-à-dire par un pivotement autour de son pôle postérieur, si l'on diminue brusquement l'intensité de la lumière dans le milieu, ou si, la lumière éclairant l'animal latéralement, sa partie sensible ou stigma passe à l'ombre du reste du pôle antérieur par suite du mouvement de rotation du corps.

Mais il n'en est pas de même partout: la plupart des animaux ne réagissent pas de la même manière quand on diminue l'intensité lumineuse par l'interposition d'un écran entre la source et l'endroit où ils se trouvent, et quand on les éclaire latéralement avec une lumière d'intensité constante: dans le premier cas, ils se rétractent brusquement, ou reculent, ou se laissent tomber au fond de l'aquarium; et, dans le second cas, ils s'orientent par rapport à l'excitant. Loeb et Bohn disent que le premier phénomène est

(29) De même, nous pouvons faire remarquer que le terme *avoiding reaction* (réaction d'évitement) convient parfaitement aux réactions des Paramécies et des Stentors, qui évitent réellement une région du milieu, mais ne convient pas du tout aux réactions positives de l'Euglène, car on ne voit pas du tout pourquoi cet organisme *éviterait* l'ombre, laquelle ne peut évidemment ni le blesser ni l'endommager d'une manière quelconque. Mais nous reviendrons plus loin sur cette question.

de l'ordre de la *sensibilité différentielle* et que le second est un *tropisme*. « Dans les Tropismes, dit BOHN, la force agissante reste constante; la sensibilité différentielle au contraire ne se manifeste que lorsqu'il y a une variation de la force agissante. On peut exprimer cette distinction, dans le langage du physicien, de la façon suivante:

$$\text{tropisme} = \text{fonction de } i$$

$$\text{sensibilité différentielle} = \text{fonction de } \frac{di}{dt} \text{ » (30)}$$

On peut ne pas être de l'avis de BOHN en ce qui concerne le mécanisme du tropisme, on est bien obligé de constater que, le plus souvent, les réactions des animaux diffèrent suivant que les conditions du milieu changent ou suivant que les excitations reçues par l'animal varient quand il s'oriente dans le milieu. Et par conséquent nous ne pouvons que regretter le sens trop général que donne JENNINGS à l'expression sensibilité différentielle. La première condition, quand on veut se faire comprendre, c'est de parler le même langage que les autres.

La question des termes étant résolue, restent les faits. Quand une Euglène éclairée latéralement, dit JENNINGS, subit, à cause de son mouvement en hélice, des variations dans l'intensité des excitations qu'elle reçoit, ses réactions motrices l'amènent à prendre une position telle qu'elle ne subit plus désormais ces variations.

Comment ne pas admettre cette description simple et correcte des faits? Comment ne pas rapporter ces réactions, d'une part à une sensibilité quelconque à la variation des excitations, d'autre part au jeu de réflexes moteurs déclenchés par cette sensibilité? Comment ne pas s'apercevoir que, *physiologiquement*, ces réactions de l'Euglène sont du même ordre que celles des Stentors et des Paramécies, attendu qu'elles mettent en jeu des facteurs physiologiques analogues?

(30) G. BOHN, *VI^e Congrès International de Psychologie*, p. 329-330.

Bohn *lui*-même n'a-t-il pas écrit, à propos des réactions d'orientation d'une Actinie (*Actinoloba dianthus*): « La colonne de cet animal s'allonge beaucoup dans de l'eau chargée d'acide carbonique et d'autres produits d'excrétion, et devient alors excessivement sensible aux variations de l'éclairement; elle tend à s'orienter vers la source la plus éclairée (fenêtre), mais, en général, elle n'arrive à une position stable qu'après une série plus ou moins longue de rotations ou d'oscillations... Ces exemples sont intéressants à rapprocher des observations de Jennings sur l'orientation des Protozoaires... On retrouve chez les Actinies ce que Jennings appelle improprement des essais et on peut remarquer que ceux-ci sont sous la dépendance d'impulsions internes... » (31).

Point n'est besoin d'une plus longue discussion: les faits sont ce qu'ils sont: Jennings a fort bien analysé ceux qu'il observait; supprimons l'expression changement dans les conditions du milieu, remplaçons le terme litigieux de sensibilité différentielle par le terme sensibilité à la variation, ou même par sensibilité tout court, et nous n'aurons plus rien à lui reprocher de sa théorie physiologique.

Et la seule question qui subsiste au sujet de la portée de cette théorie est celle que nous posions plus haut: les faits décrits par Jennings chez les Protozoaires et certains Métazoaires inférieurs se retrouvent-ils dans toutes les réactions dites phototropiques des autres animaux? Ou bien, devons-nous faire appel pour expliquer ces réactions à la théorie loebienne des variations du tonus musculaire?

2° *L'indéterminisme de Jennings et l'intervention de facteurs psychologiques et finalistes dans ses explications.* — Il est parfaitement exact que Jennings fait continuellement usage de la notion de facteurs *internes;* que, pour lui, l'animal est un individu et non une substance; que « tout se passe comme si » un choix personnel se manifestait dans ses réactions, etc... Mais il n'en est pas moins vrai qu'il affirme hautement sa croyance au déterminis-

(31) G. Bohn, *Sur les courbures dues à la lumière. C. R. Soc. de Biol.*, 1906.

me (32). Pourquoi donc lui a-t-on reproché de ne pas y croire?

On lui a adressé ces critiques parce qu'on ne l'a pas compris, tout simplement. Il est juste cependant d'ajouter qu'il mit souvent les apparences contre lui, dans cette question encore.

Tout d'abord, Loeb et ses partisans ont reproché à Jennings de dire que les réactions des animaux aux agents physiques sont *imprévisibles*. On ne peut en effet prévoir à l'avance ce qu'elles seront, car elles dépendent de conditions internes, de propriétés spécifiques de l'animal que seule l'expérience peut nous faire connaître. Même si nous connaissions *toutes* les conditions extérieures auxquelles nous soumettons les animaux dans nos expériences, nous ne pourrions prédire la manière dont ils réagiront si nous ne les avons pas déjà vus réagir. En ce sens, imprévisibilité signifie *impossibilité de déduction a priori*.

Jennings emploie encore le mot imprévisibilité dans un autre sens. Il nous dit que, même si l'on a déjà analysé les réactions d'un animal, il est impossible de les prévoir dans le détail. Ainsi le trajet suivi par une Paramécie ou un Stentor reste toujours imprévisible car, après chaque *avoiding reaction*, le sens de la progression dépend de la position dans laquelle se trouvait l'animal au moment où il pivotait; et cette position était fortuite (voir p. 62). Il est certain que fortuit veut dire ici: qui est dû à la rencontre de deux séries indépendantes de causes; et ces deux séries causales sont représentées par : 1° le mouvement hélicoïdal de progression de l'animal; 2° le changement des conditions environnantes qui déclenche le réflexe moteur. Or, dans ce cas, la fortuité ou l'imprévisibilité du résultat de la réaction est due évidemment à l'ignorance où nous nous trouvons des conditions précises dans lesquelles se passe cette réaction. En ce sens, imprévisibilité signifie donc: *ignorance des conditions précises du phénomène*.

Mais, dans un sens comme dans l'autre, impossibilité de déduction *a priori*, ou ignorance des conditions précises, nous ne voyons pas en quoi l'imprévisibilité dont parle

(32) Jennings, *VI^e Congrès International de Psychologie*, p. 316.

Jennings s'oppose à la croyance au déterminisme; car cette imprévisibilité ne signifie ni absence de causes, ni relations variables entre causes et effets.

C'est pourquoi Jennings ne commet aucune contradiction en déclarant d'autre part: « Tous les mouvements des animaux sont, nous le pensons, pleinement déterminés; si nous connaissons les causes déterminantes, nous pouvons prédire les mouvements, dans d'autres domaines aussi bien que dans celui des tropismes » (33).

Le tort de Loeb et de ses partisans a été de confondre déterminisme et mécanisme.

Un second reproche, qui n'est guère mieux fondé, concerne la notion d'*essais et d'erreurs*. Le mot essai est toujours lié pour nous à l'idée de *fin*, de *but*, ainsi que le mot erreur. L'expression méthode des essais et erreurs évoque inévitablement l'idée d'un choix, fait au hasard, sans intelligence, mais néanmoins conduit par la représentation de quelque but à atteindre. Nous songeons, par exemple, au comportement d'un chien à qui l'on tend une nourriture et qui, pour l'atteindre, est obligé de traverser une rangée de barreaux suffisamment espacés pour lui permettre de passer son corps, mais insuffisamment pour le laisser passer avec le bâton qu'il tient en travers de sa gueule: au bout d'un certain nombre d'essais infructueux, le chien finira par traverser en tenant le bâton vertical.

Donc, en qualifiant le comportement des Protistes de méthode des essais et erreurs, Jennings leur attribue gratuitement la représentation d'un but à atteindre.

Mais Jennings répond que telles n'étaient pas du tout ses intentions: il n'a employé les mots incriminés que parce qu'il a observé une *certaine ressemblance extérieure* entre les réactions des Protistes et celles des animaux supérieurs. Chez les uns comme chez les autres, il y a d'abord des mouvements variés, faits au hasard, puis des mouvements finaux plus ou moins bien adaptés. Mais, tandis que chez les animaux supérieurs, les essais et erreurs sont conduits par quelque finalité consciente, chez les animaux inférieurs

(33) Jennings, *VI^e Congrès International de Psychologie*, p. 316.

il n'y a pas trace d'une telle finalité; il n'y a que des « réflexes moteurs », et pas d'essais à proprement parler. Et JENNINGS reconnaît qu'il a eu le tort de choisir cette expression malheureuse (infortunate) d'essais et d'erreurs pour désigner des réactions qui ne sont conduites que par le hasard (34).

Enfin, troisième reproche, plus général et plus important celui-ci: JENNINGS fait appel à des *facteurs psychologiques,* subjectifs, donc incontrôlables et « anti-scientifiques ». Cette fois, plus que jamais, les apparences sont contre lui.

N'a-t-il pas écrit, en effet, des lignes comme les suivantes, qui sont souvent citées, et qui sentent l'anthropomorphisme d'une lieue? « La méthode des essais et erreurs suppose une certaine possibilité de distinguer l'erreur et aussi, dans certains cas, au moins, la réussite. La question de savoir comment cela se fait existe aussi bien pour l'Homme que pour l'Infusoire. Nous sommes obligés de supposer partout dans la série animale des états physiologiques qui conditionnent les réactions négatives à la suite d'erreurs et les réactions positives à la suite de succès. *Chez l'Homme, ces états physiologiques conditionnent la douleur et le plaisir* » (35).

Certes, mais il a également écrit que les Protistes, dans leurs *avoiding reactions,* réagissent automatiquement, à la manière d'un muscle de cuisse de grenouille excité électriquement (36). Et il ajoutait: « Je ne vois pas que nous soyons obligés de supposer conscience ou intelligence chez une forme animale quelconque pour expliquer les mouvements de cette créature ».

En 1906, dans cet ouvrage où il cherche surtout à montrer le caractère adaptatif des réactions animales, il écrit encore: « Qu'un choix soit conscient ou inconscient, il doit être déterminé d'une certaine manière et il appartient à la science de rechercher comment cette détermination se fait.

(34) JENNINGS, *Comparative Psychology, Amer. Naturalist,* 43, p. 627.
(35) JENNINGS, *Contribution to the study of the Behavior of lower Organisms. Carnegie Inst. Publ.,* 16, p. 250.
(36) JENNINGS, *Studies II, Amer. Journ. Physiol.,* II, p. 339.

Dire que l'action de rejeter quelque chose est due à la douleur ou que le fait d'en accepter une autre est due au plaisir, ou à d'autres états de conscience, cela ne peut nous être d'aucun secours, car nous sommes alors obligés de rechercher pourquoi la douleur se produit dans certaines circonstances, et pourquoi le plaisir dans d'autres » (37).

De telles déclarations sont suffisamment nettes pour ne laisser subsister aucun doute: JENNINGS ne reconnaît comme facteurs « internes » capables d'expliquer le comportement des organismes que des *facteurs physiologiques.*

Mais alors, demandera-t-on, à quoi servent, dans son œuvre, ces allusions continuelles à des états psychologiques, ce recours constant au psychisme humain? Pourquoi JENNINGS ne s'est-il pas borné à exposer les résultats de ses recherches sur le comportement des animaux inférieurs sous la forme purement objective que nous avons appelée sa « théorie de la polarité physiologique? »

La seule réponse à faire à cette question est, à notre avis, la suivante:

Le point de vue psychologique, dans l'étude des comportements animaux, ne consiste pas, à proprement parler, à expliquer ces comportements, car cette explication ne peut se faire qu'à l'aide de facteurs physiologiques et physico-chimiques, mais à distinguer les uns des autres les différents types de ces comportements et à opérer leur classement.

Autrement dit, si, du point de vue physiologique pur, les réactions des Paramécies, des Stentors et des Euglènes sont à peu près identiques les unes aux autres, car elles sont toutes composées de réflexes moteurs qui dépendent d'une certaine polarité de l'organisme, du point de vue psychologique, elles peuvent être distinguées les unes des autres et être rapportées à certains types généraux de comportement dont elles sont des formes simples et primitives. Et ces types généraux de comportement, nous ne pouvons bien les distinguer les uns des autres qu'en les saisissant dans leurs analogies et leurs dissemblances avec

(37) JENNINGS, *Behavior of the lower Organisms*, p. 340.

les comportements humains que nous avons appris à connaître par les états psychologiques qui les caractérisent et dont nous avons l'intuition directe.

Et voilà pourquoi JENNINGS ne s'est point contenté d'une théorie purement physiologique, pourquoi il a cherché une « interprétation » qui puisse fournir une classification des comportements qu'il avait observés; pourquoi il a essayé de montrer que les réactions des Paramécies et des Stentors appartiennent au type de ces comportements où l'organisme fuit des conditions défavorables, et les réactions positives des Euglènes, qu'elles appartiennent à cet autre type de comportement où l'animal recherche des conditions favorables. Mais, quant à faire intervenir un facteur « psychologique » quelconque entre la cause externe ou stimulus et la réaction motrice, il n'y a jamais songé; il a seulement eu le tort de le laisser maladroitement croire.

Un de ses premiers mémoires résume assez clairement son opinion à ce sujet: « La réaction dépend évidemment du mécanisme interne du corps de la Paramécie, et ce mécanisme est tellement compliqué que nous sommes tout à fait incapables de retracer le passage de la cause à l'effet... Les réactions des Paramécies présentent des phénomènes qui sont, *d'un point de vue causal*, tout aussi compliqués que les activités d'un Métazoaire très évolué... Dès lors, le principal intérêt intrinsèque de cette investigation ne réside pas tant dans le fait que l'organisme étudié est une masse de protoplasme constituant seulement une simple cellule, que dans le fait qu'il représente un échelon tout à fait inférieur dans l'échelle psychologique. *D'un point de vue psychologique*, les réactions de la Paramécie sont extraordinairement simples. Nous avons, chez cet animal, probablement quelque chose comme la réaction théorique postulée par SPENCER et BAIN comme étant celle d'un organisme primitif, à savoir des mouvements fortuits, en réponse à n'importe quel stimulus... » (38).

Nous n'avons pas retrouvé, dans la suite des ouvrages de JENNINGS sur la question des tropismes, de distinction

(38) JENNINGS, *Studies II, Amer. Journ. Physiol.*, II, p. 338.

aussi systématique du point de vue physiologique et du point de vue psychologique. Mais on s'aperçoit, en les lisant, qu'il n'a en somme jamais perdu de vue le principe de cette distinction.

Ainsi la théorie de JENNINGS n'est pas, ni dans ses principes, ni dans sa méthode, anti-scientifique comme on l'a cru trop souvent. Toutes les critiques que lui ont adressées à ce sujet LOEB et ses partisans nous semblent porter complètement à faux.

Mais il reste à savoir si, dans l'application de ces principes et de cette méthode, JENNINGS ne s'est point trompé. Et il nous apparaît que c'est précisément à ce propos que l'on doit formuler la seule critique essentielle que l'on puisse lui adresser.

La véritable erreur de JENNINGS *a consisté à considérer, sans preuves suffisantes, comme étant de même nature les réactions positives (celles des Euglènes, par exemple) et les réactions négatives (celles des Stentors).*

Certes, *au point de vue physiologique,* les mécanismes des deux sortes de réactions paraissent foncièrement identiques: ce sont des réflexes moteurs, dus à l'existence d'une certaine polarité physiologique chez l'animal, et déclenchés par les variations d'intensité de l'excitation. Notons cependant qu'il y a déjà, dans le détail des phénomènes, une différence assez considérable entre l'une et l'autre réaction: les réflexes moteurs ne sont pas exactement les mêmes. Dans le cas des Stentors, il y a deux sortes de réflexes moteurs: le recul et le pivotement (voir p. 64); dans le cas des Euglènes, on n'observe que des réflexes de pivotement (voir p. 67). Cette différence fait que les réactions positives des Euglénes sont réellement d'un autre ordre que les réactions « pseudo-positives » des Paramécies par exemple, lesquelles ne sont, comme JENNINGS le remarque lui-même, que des réactions négatives. Mais JENNINGS s'est peu soucié de cette différence, « objective » pourtant, et qui saute aux yeux.

Au point de vue psychologique, les réactions des Euglènes et celles des Stentors sont-elles de même nature? JEN-

NINGS le croit: les réactions négatives ont un caractère adaptatif très net (voir p. 74); les réactions positives aussi, *en quelque sorte*, puisque l'animal « fuit » l'ombre ou l'intensité lumineuse infra-optimale (voir p. 75); les deux réactions sont donc en somme de même nature, bien qu'elles se fassent en sens inverse et qu'elles appartiennent à cause de cela à deux types psychologiques différents.

Mais on peut douter de la vérité de cette assertion. Car, si l'on comprend à l'évidence pourquoi un animal fuit une intensité lumineuse qui l'irrite, on ne comprend pas pourquoi il fuit l'ombre, ou une intensité faible, qui ne le gêne pas. Le terme *avoiding reaction* employé par JENNINGS pour désigner les deux sortes de réponses masque regrettalement les dissemblances qui devraient les faire distinguer.

Or, nous avons montré qu'il y a une autre façon d'interpréter les faits, que n'a pas vue JENNINGS: l'animal est toujours porté vers la lumière par quelque réflexe moteur, *qui n'a pas de caractère adaptatif évident*, tant que l'intensité lumineuse ne le gêne pas (voir p. 75); c'est pourquoi il *semble* fuir à la fois les zones où l'intensité est dite infra-optimale et celles où l'intensité est supra-optimale. Mais il n'y a que dans ce dernier cas que l'on puisse parler de réactions adaptatives.

Et cette manière de présenter les faits nous paraît s'imposer d'autant plus impérieusement que LOEB et ses partisans (voir p. 31), ainsi d'ailleurs que d'autres observateurs comme RÉAUMUR (voir p. 10), ont montré indiscutablement que les réactions positives, dans de nombreux cas au moins, n'ont aucun caractère adaptatif.

Nous pouvons donc conclure de la manière suivante:

JENNINGS a étudié et analysé patiemment les réactions des Protistes à la lumière; ses observations nous montrent qu'il existe chez ses formes une polarité physiologique qui commande tout leur comportement; il est donc absolument certain que la théorie physico-chimique de LOEB ne s'applique pas à ces faits. Acceptons donc l'essentiel de la « *théorie de la polarité physiologique* ». Il s'agira ensuite de voir si elle se vérifie ailleurs que chez les Protistes.

Mais Jennings a mal interprété « psychologiquement » les réactions qu'il avait si bien observées. Il les a classées d'une manière tout à fait critiquable; il en a fait des réactions de même nature, alors qu'il y a entre elles des différences profondes, peut-être irréductibles, et qu'il ne semble pas qu'elles aient des rôles analogues dans la vie de l'animal. Rejetons donc la « *théorie des essais et erreurs* » sous la forme générale qu'il lui a donnée.

CHAPITRE IV

EXAMEN DE THÉORIES RÉCENTES

Chacun des principaux points de la controverse LOEB-JENNINGS constitue, peut-on dire, un problème. Si la valeur d'une théorie se mesure au nombre des problèmes qu'elle pose et des recherches qu'elle suscite, on ne peut nier que les deux théories que nous venons d'analyser soient d'une valeur exceptionnelle.

Mais deux de ces problèmes dominent toute la controverse à cause de leur importance théorique. Ce sont les suivants :

1° Les réactions d'orientation et de locomotion causées chez les animaux par la lumière, décrites par LOEB sous le nom de « phototropisme animal », sont-elles exclusivement dues, comme le veut cet auteur, au jeu de facteurs physico-chimiques identiques chez tous les êtres vivants ; ou bien doit-on faire intervenir, pour expliquer ces réaction, l'action de facteurs physiologiques spécifiques, comme le veut JENINGS ?

Autrement dit, l'animal s'oriente-t-il dans la lumière à cause des différences des effets chimiques de l'action de celle-ci sur les deux moitiés de son corps, comme la girouette s'oriente dans le vent à cause des différences des pressions exercées par celui-ci sur ses deux faces ; ou bien l'animal se dirige-t-il vers la source lumineuse — ou vers la région opposée de l'espace — parce que la lumière déclenche, en atteignant certains de ses organes récepteurs, certains mouvements réflexes qui dépendent de son organisation spécifique ?

2° Les réactions phototropiques sont-elles adaptatives ou ne le sont-elles pas ? L'animal est-il conduit vers la

lumière ou vers l'ombre par ses besoins et son intérêt, guidé par la conscience qu'il en a? Ou bien est-il littéralement mû par la lumière et se dirige-t-il aveuglément vers une certaine région de l'espace environnant où il ne rencontrera que par hasard des conditions favorables à sa vie?

La plupart des remarques critiques que nous avons faites au sujet des théories de Loeb et de Jennings nous acheminent à une solution de ces problèmes. Car, d'une part, elles nous laissent entrevoir certaines possibilités d'explication des phénomènes en question; d'autre part, elles nous ont montré en quoi consistait l'insuffisance des explications proposées par les deux auteurs précités.

C'est ainsi que nous avons vu, pour ce qui concerne le premier problème:

1° Que le tonus musculaire joue un rôle indiscutable dans les réactions phototropiques des Métazoaires. L'existence des mouvements de manège chez les animaux aveuglés unilatéralement en est une preuve suffisante (v. p. 30).

2° Mais qu'il est douteux qu'il joue le rôle principal: d'abord parce que, chez les Protozoaires, les mouvements d'orientation provoqués par la lumière ne s'expliquent pas par des différences de contraction entre les deux moitiés du corps de l'animal, mais par des réflexes déclenchés par l'excitation d'une partie très sensible du protoplasme, comme l'a montré Jennings (p. 66); ensuite, parce que la théorie de Loeb ne rend compte ni du sens de la réaction ni des changements de sens de la réaction (p. 50 et p. 45) et que, à la réflexion, on ne voit même pas comment elle pourrait en rendre compte. Il est donc bien probable que, chez les Métazoaires, des facteurs indépendants du tonus musculaire et de ses variations interviennent dans l'orientation positive ou négative de l'animal, et que ces facteurs soient du même ordre que ceux dont Jennings invoque l'existence et le rôle chez les Protozoaires, facteur physiologiques par conséquent.

Pour ce qui concerne le deuxième problème, nous avons vu:

1° Que les réactions positives et les réactions négatives ne semblent pas être de même nature. C'était là la plus

grave erreur de JENNINGS (p. 88). Mais c'est une erreur qu'il partageait avec LOEB, et d'une manière générale, avec tous les théoriciens dont nous avons examiné les travaux (p. 15). Tous ont cru que, du moment que les deux sortes de réactions se font en sens inverse dans l'espace, et ne semblent se distinguer l'une de l'autre que par un signe algébrique, comme les nombres positifs se distinguent des nombres négatifs, elles devaient être de même nature, c'est-à-dire obéir aux mêmes lois et dépendre de facteurs identiques, mais agissant en sens opposé. C'est ainsi que, en psychologie humaine, on a considéré longtemps le plaisir et la douleur comme deux phénomènes symétriquement opposés, se produisant dans des conditions différentes, mais obéissant aux mêmes lois physiologiques.

2° Que les réactions négatives sont des réactions de fuite qu'exécute l'animal lorsqu'il ne peut pas — ou ne peut plus — supporter la lumière à laquelle on l'expose. JENNINGS a, en effet, bien montré que le sens de la réaction dépend de l'intensité lumineuse et que les réactions négatives ne se produisent qu'au-dessus d'un certain degré de l'intensité (p. 75). Mais LOEB et GROOM l'avaient remarqué bien avant lui (p. 42, note) sans vouloir d'ailleurs en conclure que les réactions négatives ont un caractère adaptatif, pourtant évident, puisqu'elles ont pour résultat final de mettre l'animal à l'abri d'une excitation trop forte.

Quant aux réactions positives, qui se produisent à toutes les fois que l'animal peut supporter la lumière, nous avons vu que JENNINGS avait fait fausse route en leur donnant pour fin de porter l'animal vers les conditions externes qui lui conviennent le mieux (p. 76 et p. 88). Il semble au contraire qu'ici LOEB ait eu raison de voir dans la réaction phototropique une sorte de mouvement forcé, auquel l'animal ne peut pas se soustraire, et dans l'exécution duquel il ne paraît dirigé par le pressentiment d'aucune fin déterminable (p. 31). Mais la théorie de JENNINGS, sous sa forme physiologique, n'en disait pas davantage (p. 70).

Faisons le bilan de toutes ces considérations: nous voyons se dégager et se préciser peu à peu une solution

générale aux deux problèmes principaux que nous avons énoncés :

L'animal phototropique est conduit vers la lumière par une impulsion aveugle, vraisemblablement du type des réflexes, quand il peut supporter la lumière. Quand il ne peut pas la supporter, une réaction de fuite se produit, qui inhibe les réflexes de la réaction positive et qui met plus ou moins bien l'animal à l'abri de la lumière.

L'examen que nous allons faire maintenant de quelques théories ou ensembles de travaux récents va nous montrer que c'est bien vers cette solution que tend l'évolution des idées sur la question du phototropisme. Nous verrons en même temps quel est le vrai rôle du tonus musculaire dans l'orientation phototropique.

I. — Les travaux d'Et. Rabaud

Les résultats des recherches de Rabaud sur le phototropisme animal peuvent se résumer brièvement comme suit :

1° Le sens de l'orientation et de la locomotion est déterminé par la manière dont l'animal supporte la lumière.

2° Le tonus musculaire et ses variations règlent l'attitude, ou la posture, de l'animal au cours de ses réactions phototropiques, mais ne déterminent pas ses mouvements d'orientation et de locomotion.

3° Les réactions négatives sont des réactions de fuite et ne sont pas de même ordre que les réactions positives.

4° Celles-ci sont des réflexes « cloniques ».

Le fait pour un animal de manifester des réactions phototropiques positives ou négatives est certainement lié, pense Rabaud (1), au fait qu'il est lucicole ou lucifuge, c'est-à-dire qu'il séjourne de préférence et ordinairement dans des lieux éclairés ou des lieux obscurs. Néanmoins, les animaux dit lucifuges présentent quelquefois du phototropisme positif et les animaux lucicoles du phototropisme négatif. Pourquoi ? Paul Bert avait autrefois donné à

(1) Et. Rabaud, *La lumière et le comportement des organismes, Bull. Biol. France-Belgique*, 1916.

cette question une réponse satisfaisante (voir p. 12): tous les animaux, en théorie, peuvent aller vers la lumière, et tous la fuient dans certaines circonstances, variables pour chaque espèce; cela dépend du degré de l'intensité lumineuse. Il y a des animaux qui supportent facilement l'intensité de la lumière solaire diffuse; on les appelle lucicoles; il y en a d'autres qui ne la supportent pas, on les appelle lucifuges. Mais les premiers fuient la lumière solaire directe le plus souvent, et les seconds vont vers des lumières de faible intensité.

Les termes lucicoles et lucifuges ont donc un sens trop absolu, comme l'avait vu P. Bert. Il convient de les remplacer, dit Rabaud, par les termes *Euryphotes* et *Sténophotes*. Les Euryphotes (de εὐρύς, large) sont les animaux qui supportent des variations considérables d'intensité lumineuse; ils présentent du phototropisme positif quand on les soumet à l'action de lumières de forte intensité aussi bien que quand on les expose à des lumières faibles. Les Sténophotes (de στένος, étroit), ne supportent pas les variations d'intensité, ils ne peuvent vivre qu'en lumière faible ou à l'obscurité; ils ne manifestent de réactions positives que si l'intensité lumineuse est suffisamment faible (2).

Le sens de la locomotion phototropique dépend donc de la manière dont les animaux supportent la lumière qui les excite. Cette idée, déjà affirmée par les auteurs antérieurs à Loeb, reprise par Jennings et ses partisans, est encore confirmée par Rabaud. C'est la notion de *photopathie*, ou d'adaptation à la lumière, qui, repoussée par Loeb et remplacée par lui par la notion de sensibilité différentielle (voir p. 40), reparaît sans cesse, inévitablement, et finalement s'impose.

Rabaud a montré ensuite, d'une manière décisive, au moyen d'expériences très simples, que si le tonus musculaire joue un rôle important dans l'orientation phototropique, il est loin d'y jouer un rôle essentiel.

(2) Les termes d'Euryphotes et de Sténophotes ont été créés sur le modèle de termes employés communément par les biologistes pour désigner la manière dont les organismes supportent l'action de certains agents physiques ou chimiques: Eurythermes et Sténothermes, Euryhalins et Sténohalins.

Ces expériences ont porté d'abord sur des Criquets, comme le *Stenobothrus* (*Stauroderus*) *bicolor*. RABAUD place un Criquet dans un tube de verre assez large pour que l'animal puisse se retourner : il l'éclaire par derrière au moyen d'une source lumineuse placée dans l'axe du tube (le tube de verre a pour effet de maintenir le Criquet dans le sens des rayons lumineux qui vont l'éclairer). Le Criquet éclairé par derrière pivote de 180° et vient vers la lumière. Il est évident que si le tonus musculaire jouait, dans les appendices locomoteurs symétriques, le rôle que lui prête LOEB, l'animal ne devrait pas se retourner, mais rester orienté le dos à la lumière, un certain nombre de fois tout au moins. S'il se retourne toujours, c'est qu'il y a un facteur indépendant du tonus musculaire et qui polarise, en quelque sorte, le corps de l'animal.

RABAUD recommence cette expérience avec un Criquet dont l'un des yeux composés, l'ocelle du même côté et l'ocelle médian sont recouverts d'un vernis noir. L'insecte, éclairé par derrière, se retourne encore de 180° et vient vers la lumière, bien qu'il ne puisse plus recevoir d'excitation symétrique égales.

Dans un tube trop étroit pour que le Criquet puisse se retourner, celui-ci marche vers la lumière *à reculons*, en se tenant de travers.

Et RABAUD conclut de ces expériences : « L'orientation d'un organisme vers un excitant ne nécessite donc certainement pas d'excitations égales et symétriques » (3).

D'autres expériences, faites sur des Lépidoptères et des Hyménoptères, précisent encore le rôle du tonus musculaire dans le comportement phototropique. Elles montrent que la fonction tonique de l'œil ou des autres récepteurs photiques règle seulement la posture de l'animal, mais ne détermine pas la réaction dans son ensemble.

On peut affirmer *a priori* que les variations du tonus musculaire dues à l'excitation photique dépendent : 1° de

(3) RABAUD, *Les Tropismes, Revue Scientifique*, 1922.

(4) Cette grandeur doit être rapportée à celle de la surface totale du corps de l'animal, pour que l'on puisse comparer les résultats obtenus avec des animaux de tailles différentes.

l'intensité de la lumière; 2° du nombre des excitations lumineuses élémentaires simultanées, c'est-à-dire de la grandeur des surfaces contenant les cellules photoréceptrices (4); 3° de la musculature plus ou moins puissante de l'animal. Dès lors, il est probable que si l'on recouvre de vernis l'œil d'un insecte à grande surface oculaire, la différence du tonus des deux côtés du corps sera plus grande que chez un insecte à faible surface oculaire dont on couvre également un des yeux. De même chez un insecte à

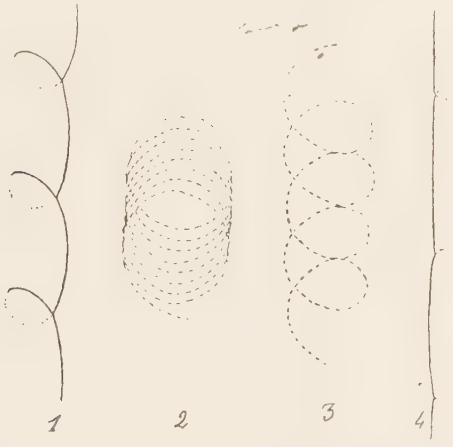

FIG. 16. — Mouvements d'insectes aveuglés d'un côté

1. Spilomyia saltuum. 2. Pieris rapae.
3. Lasiocampa quercus. 4. Satyrus semele.

(D'après RABAUD)

forte musculature aveuglé d'un côté, la variation du tonus sera plus grande que chez un insecte à faible musculature préparé de la même manière.

Quatre combinaisons sont ainsi possibles:
Animaux à surface oculaire *grande* et musculature *faible;*
Animaux à surface oculaire *grande* et musculature *forte;*
Animaux à surface oculaire *réduite* et musculature *faible;*
Animaux à surface oculaire *réduite* et musculature *forte;*

Les résultats des expériences de RABAUD faites sur des animaux appartenant à ces diverses catégories sont résumés par les schémas de la figure 16. On y voit que des

insectes à *faible musculature* et a *grande surface oculaire* (tels que *Pieris rapae*) exécutent des mouvements de manège, comme le veut la théorie de Loeb, mais vont tout de même finalement vers la lumière; leur trajectoire à l'aspect d'une hélice à pas très court. Des animaux à *plus forte musculature* et à *surface oculaire relativement grande* (tels *Bombyx quercus*) décrivent des spires moins serrées. *Spilomyia saltuum*, insecte à *musculature aussi forte*, mais à *surface oculaire moins grande*, va presque en ligne droite vers la lumière; à peine décrit-il d'instants en instants quelques cercles. Les Sphingides, insectes à *musculature puissante*, mais à *surface oculaire réduite*, vont droit vers la lumière sans crochets ni pivotements. Par contre *Vespa crabro*, qui possède une *musculature non moins puissante*, mais une *surface oculaire relativement grande*, décrit des spires comme le Bombyx du chêne et la Piéride du chou, surtout si l'on vernit, en même temps qu'un de ses yeux composés, son thorax entier (ce qui indique l'existence d'une sensibilité dermatoptique chez ces espèces et son rôle dans l'orientation à la lumière).

Un autre point sur lequel Rabaud attire notre attention est le suivant: les insectes ainsi aveuglés d'un côté finissent par s'habituer à ces différences de tonus dans leurs appendices locomoteurs symétriques, c'est-à-dire compensent, par des mouvements appropriés, la faiblesse du tonus d'un côté de leur corps: au bout d'un certain nombre d'expériences, plus ou moins grand suivant les espèces, les spires de la trajectoire de l'animal disparaissent et celui-ci va droit vers la lumière.

Toutes ces expériences aboutissent donc au même point: la différence du tonus musculaire des deux côtés du corps n'empêche pas l'animal de se diriger vers la lumière, de présenter des réactions phototropiques. Les variations du tonus et le phototropisme sont donc deux phénomènes distincts. Les variations dissymétriques du tonus peuvent gêner la marche de l'animal sans toutefois la dominer complètement: elles troublent seulement l'équilibre de l'animal.

Ainsi, on doit distinguer, dans le comportement phototropique, *la direction que prend un animal*, ou *signe*

du phototropisme, phénomène essentiel, et la *façon dont il marche*, ou son *attitude*, ou son orientation axiale dans le champ lumineux, phénomène accessoire, comme l'avait bien vu JENNINGS qui reprochait à LOEB d'en faire le déterminant principal de tout le comportement.

La plupart des auteurs ont considéré que le phototropisme positif et le phototropisme négatif sont des réactions de même ordre, mettant en jeu des mécanismes et des facteurs identiques, différant seulement par le sens du déplacement.

Or, il y a un fait, qui a été plusieurs fois signalé, mais auquel on n'a pas toujours accordé l'attention qu'il méritait : c'est que le même animal, qui va vers la lumière à peu près en ligne droite, ne présente aucune orientation définie quand il la fuit ; il semble tout simplement chercher à éviter son atteinte, dût-il pour cela couper les rayons sous un angle quelconque. « Contrairement à l'opinion classique, il n'y a pas lieu de reconnaître un tropisme *négatif* s'opposant directement à un tropisme *positif*. Tout animal repoussé par un excitant prend toutes les directions sauf celle qui mène vers cet excitant. Le fait est particulièrement net avec les Araignées et contribue à ruiner l'idée que le tropisme dépend d'excitations symétriques » (5).

Les réactions négatives sont donc bien des réactions de fuite, des réactions « d'évitement », objectivement distinctes des réactions positives. Mais la nature de celles-ci reste encore mystérieuse. Que sont-elles donc en définitive ? — Nous voici ramenés une fois de plus au cœur même de la question.

On ne peut guère douter que la réaction phototropique positive soit un réflexe, ou un ensemble de réflexes. Car, comme tout réflexe, elle est toujours liée à l'action du même excitant ; et l'action de cet excitant s'y traduit, comme dans tout réflexe également, par un mouvement de plus ou moins grande amplitude.

A la suite de SHERRINGTON, les physiologistes distinguent deux sortes de réflexes ; les réflexes *toniques* et les réflexes *cloniques*. Les premiers sont des contractions

(5) Et. RABAUD, *Titres et travaux*, 1935, p. 76.

musculaires lentes, fonction du sarcoplasme du muscle, dues à des excitations d'origine proprio-ceptive ou interne, c'est-à-dire à des modifications de l'état physiologique de l'organisme. Les seconds sont des contractions musculaires rapides, fonction de la myofibrille, dues à des excitations d'origine extéro-ceptive ou externe, c'est-à-dire à des actions des agents physiques sur des organes sensoriels spécialisés (6). Les réflexes toniques constituent *l'activité posturale;* ils déterminent et conservent les attitudes en maintenant les muscles dans un état de demi-contraction. Les réflexes cloniques constituent *l'activité motrice impulsive.*

La réaction phototropique, prise dans son ensemble, n'a aucun des caractères des réflexes toniques: elle est rapide et consécutive à une excitation externe; de plus l'analyse expérimentale de cette réaction a montré que le tonus musculaire et ses variations n'y jouaient qu'un rôle secondaire ou accessoire.

Il ne reste donc qu'une solution, c'est que la réaction phototropique soit de l'ordre des réflexes cloniques.

On objectera cependant qu'il y a des différences considérables entre la simple contraction d'un muscle et cet ensemble de mouvements coordonnés qui produisent la locomotion de l'animal entier vers une certaine région de l'espace. Oui, répond Rafaud, mais ce ne sont que des *différences de degré.* Ainsi, une grenouille décapitée se gratte à l'endroit où l'on irrite la peau de son dos; l'extrémité distale de sa patte vient *vers l'excitant.* Ce n'est qu'un réflexe, dit-on. Cependant, c'est *un mouvement orienté et impératif tout comme un tropisme.*

« Le fait général serait-il modifié parce que l'origine de la stimulation est au contact immédiat du corps de la grenouille? Mais le réflexe se produit de la même façon, également localisé, lorsqu'un membre, un appendice quelconque se détend et frappe un objet qui passe: la vue de l'objet ou de son mouvement déclenche une contraction

(6) Les myofibrilles, ou fibres contractiles, et le sarcoplasme ou protoplasme des cellules musculaires, sont les deux parties constitutives de ces cellules.

musculaire. Le membre vient vers un objet situé à courte distance de l'animal. Une patte qui gratte la peau recouverte d'une goutte d'acide ou qui frappe un objet tout voisin effectuent essentiellement le même mouvement ; c'est un réflexe de même étendue, de même importance, de même valeur physiologique » (7).

Rabaud se sert encore de ses expériences bien connues sur les Araignées (*Tetragnatha extensa* et *Argiope bruennichi*) pour montrer ce passage graduel des réflexes aux tropismes (2). Les Araignées, excitées par les vibrations d'un diapason posé sur le bord de leur toile, se précipitent vers l'endroit d'où viennent les vibrations. Ce mouvement orienté a dit, Rabaud, tous les caractères d'un tropisme. « Or, si au lieu de poser le diapason sur la toile, on le place au dehors, vis-à-vis de l'Araignée, à quelques millimètres de distance, on obtient des effets partiels qui permettent de décomposer en quelque sorte le déplacement d'ensemble et de montrer que ce déplacement d'ensemble résulte de l'addition de plusieurs réflexes partiels simultanés et successifs ». Ainsi l'excitation localisée à une patte provoque l'extension de cette patte vers le diapason ; en approchant lentement le diapason du corps de l'Araignée on détermine un mouvement de toutes les pattes qui se soulèvent ensemble, etc...

Bref, la théorie de Rabaud confirme entièrement les hypothèses que nous avons énoncées au début de ce chapitre, en faisant le bilan de nos critiques de Loeb et de Jennings. Le phototropisme positif est donc bien une impulsion aveugle, identique aux réflexes, et le phototropisme négatif une réaction de fuite, à caractère adaptatif.

Nous ferons cependant une remarque au sujet des exemples dont se sert Rabaud pour appuyer sa théorie. Cette remarque, qui sera d'ordre psychologique, nous en emprunterons la formule à G. Bohn : « Il est évident que l'Araignée qui se précipite vers le diapason n'est pas du tout comparable aux organismes dont il a été question plus

(7) Et. Rabaud, *Tropismes et Comportement, Revue Philosophique*, 1926.
(8) Et. Rabaud, *Recherches expérimentales sur le comportement de diverses Araignées, Année Psychologique*, 22, 1921.

haut et qui se dirigent vers tel ou tel point sollicité par les forces du milieu extérieur. Dans la vie normale de l'Araignée, les vibrations constituent un *signal* qui lui révèle la présence d'une proie vivante. Elle est en somme soumise à une « impulsion psychique », si on désigne par ce terme une impulsion créée par la « mémoire associative »... Or, nous avons vu plus haut que les tropismes des plantes et des animaux ne sont pas le résultat d'une éducation, d'une association sensorielle » (9.

Autrement dit, les réflexes défensifs de la Grenouille décapitée et la locomotion de l'Araignée vers le diapason ne sont pas des tropismes. Ce sont des réactions qui ont de nombreuses ressemblances avec les tropismes, soit positifs soit négatifs, qui les « imitent » en quelque sorte, puisqu'elles présentent certains aspects des tropismes. Rabaud reconnaît d'ailleurs fort bien des distinctions de ce genre, puisqu'il dit que les tropismes sont des réflexes, mais que tous les réflexes ne sont pas des tropismes.

Ces remarques nous amènent à préciser davantage les idées que nous avons émises plus haut (p. 86) au sujet de la distinction du point de vue physiologique et du point de vue psychologique dans l'étude des comportements animaux :

1° Du point de vue *physiologique* tout comportement, quel qu'il soit, est décomposable en un certain nombre de réflexes, conditionnés ou inconditionnés. De ce point de vue, tous les comportements se ressemblent ;

2° Mais, si l'analyse *psychologique* du comportement a une utilité, et un sens, c'est précisément de nous faire distinguer les modes de comportement les uns des autres ; après quoi, l'expérimentation physiologique devra nous faire connaître *quels ensembles de réflexes* interviennent dans tel mode de comportement.

De ce point de vue, la distinction des tropismes et des réflexes de segments isolés tient toujours, de même que celle des tropismes et des instincts « savoir-faire » plus ou

(9) G. Bohn, *Tropismes, in: Traité de Physiol. Roger et Binet,* T. IX, p. 220.

moins compliqués, et des réactions dues à la mémoire associative, etc...

De même la distinction des réactions phototropiques positives et des réactions phototropiques négatives n'est possible qu'au point de vue psychologique. Physiologiquement, ces réactions ne sont que des réflexes; c'est toujours à cette constatation finale qu'aboutiront les recherches. Mais l'analyse psychologique ne peut que maintenir une distinction radicale entre les deux ordres de réactions: les premières sont des impulsions aveugles mettant en jeu un certain ensemble de réflexes, les secondes sont des réactions adaptatives mettant en jeu, *précisément à cause de leur rôle biologique,* un autre ensemble de réflexes.

Le maintien du point de vue psychologique nous paraît donc absolument nécessaire à qui veut analyser les comportements des animaux, c'est-à-dire en distinguer les différents modes et suivre leur évolution à travers le règne animal.

II. — Recherches de physiologistes allemands et américains présentées par A. Kühn (1929)

Nous allons examiner maintenant les résultats des travaux d'un certain nombre de physiologistes allemands (von Buddenbrock, A. Kühn, Franckel, etc...) et américains (S.-O. Mast, etc...), qui ont été exposés par Kühn lui-même dans un article très important du « *Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie* » de von Bethe (1929). Nous y trouverons des précisions du plus haut intérêt sur les différents types d'orientation des animaux à la lumière — dont les recherches des physiologistes précités nous montrent la très grande variété — et nous verrons jusqu'à quel point les idées de Kühn s'accordent avec les hypothèses que nous avons formulées.

Kühn distingue d'abord deux grands groupes de *Phototaxies* (réactions d'orientation des organismes libres ou mobiles):

1° Les *Phobotaxies* ou réactions phobiques (mouvements de fuite) non dirigées d'une manière définie, n'abou-

tissant que fortuitement à l'orientation de l'animal dans le champ lumineux.

2° Les *Topotaxies* ou réactions d'orientation, mouvements dirigés vers les sources de lumière ou en sens opposé.

Les réactions phobotactiques se divisent en réactions *skotophobiques* (de σκότος, obscurité) et en réactions *pho-*

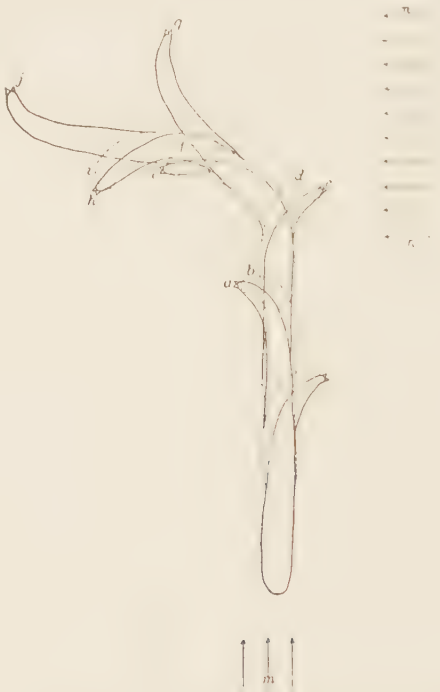

Fig. 17. — Réactions photophobiques de larves de Mouche.
(D'après S.-O. Mast)

tophobiques. Les premières sont rares, les secondes sont de beaucoup les plus répandues : on les rencontre chez un grand nombre d'animaux inférieurs. Les réactions phobotactiques sont en somme les *Schreckbewegungen* décrites par Engelmann chez les Bactéries dès 1882, les réactions de *sensibilité différentielle de* Loeb, les *avoiding reactions* de Jennings, les *shockreactions de* Mast. Elles finissent par conduire l'animal dans une zone dont il sup-

porte bien l'intensité lumineuse. Les réactions photophobiques le conduisent dans la région la moins éclairée. Telles sont les réactions des Amibes, des Stentors, des larves de Mouches, etc...

Quelquefois le résultat final est une sorte d'orientation de l'animal dans le champ lumineux. C'est ce que KÜHN appelle une *orientation médiate*. Le hasard des réactions phobiques finit par donner à l'animal une orientation telle que ses organes photorécepteurs les plus sensibles soient à l'ombre du reste de son corps. Ces faits s'observent chez les Stentors (voir p. 64) et les larves de Mouches étudiées par MAST (fig. 17).

Les réactions topotactiques sont les réactions phototactiques les plus typiques. Elles sont caractérisées par une *orientation immédiate* de l'animal dans le champ lumineux, orientation causée directement par les excitations lumineuses.

La réaction consiste toujours en un pivotement (*Drehung*) dont la direction est déterminée par l'excitation d'organes sensoriels définis et par le déclenchement de certains réflexes. Elle suppose donc une disposition déterminée des organes de la photoréception et du système neuro-moteur.

Il y a trois types principaux de réactions topotactiques: la *tropotaxie*, la *télotaxie*, la *ménotaxie*.

1° La *Tropotaxie* (de τροπή, tour). C'est un mot destiné à rappeler la théorie des tropismes de LOEB. Car les réactions de ce type sont celles sur lesquelles LOEB a échafaudé sa théorie.

Le caractère essentiel de ces réactions est une *Symmetrieeinstellung*, ou orientation axiale du corps: l'animal tourne sur lui-même parce qu'il reçoit des excitations très inégales dans ses organes récepteurs symétriques de part et d'autre de son plan axial. KÜHN donne comme exemple les réactions positives des larves d'Arénicole étudiées par MAST (fig. 18).

C'est dans ces réactions que l'on observe le mieux les phénomènes que BOHN et LOEB ont considérés comme les

critères des tropismes: *mouvements de manège* des animaux aveuglés d'un côté, orientation suivant la *loi des résultantes* quand on expose l'animal à l'action de deux sources de lumière.

Kühn ajoute à la notion de la résultante celle d'un *Entscheidungspunkt* (mot de von Buddenbrock). C'est le point où l'animal, après avoir suivi la direction de la résultante, se dirige vers l'une ou l'autre des deux lumières. La

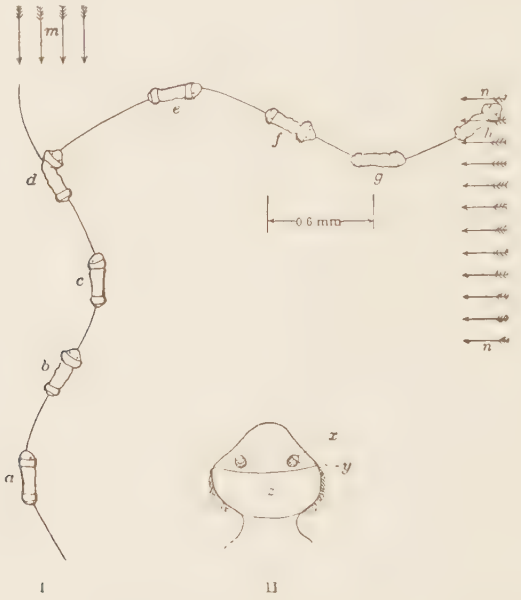

Fig. 18. — Réactions tropotactiques d'une larve d'Arénicole. (D'après S.-O. Mast)
De *a* à *d*, l'animal est soumis à l'influence de la lumière *m*; à partir de *d* à celle de la lumière *n*.

position de l'Entscheidungspunkt sur la trajectoire de l'animal dépend de la structure des yeux et de leur sensibilité. Plus les yeux sont sensibles, plus leur pouvoir analyseur (acuité) est grand, plus vite se produit le changement de direction de l'animal vers l'une des deux sources.

Ces faits montrent suffisamment que l'*hypothèse du phototonus* (fonction tonique de l'œil) invoquée par Loeb et par Bohn pour expliquer ces réactions ne peut en ren-

dre intégralement compte. Le tonus musculaire y joue certainement un grand rôle, mais des réflexes moteurs concourent à l'orientation axiale de l'animal et prennent même le pas sur les variations de tonus quand l'animal quitte la direction de la résultante pour aller vers l'une des sources.

D'ailleurs Kühn cite certaines réactions tropotactiques

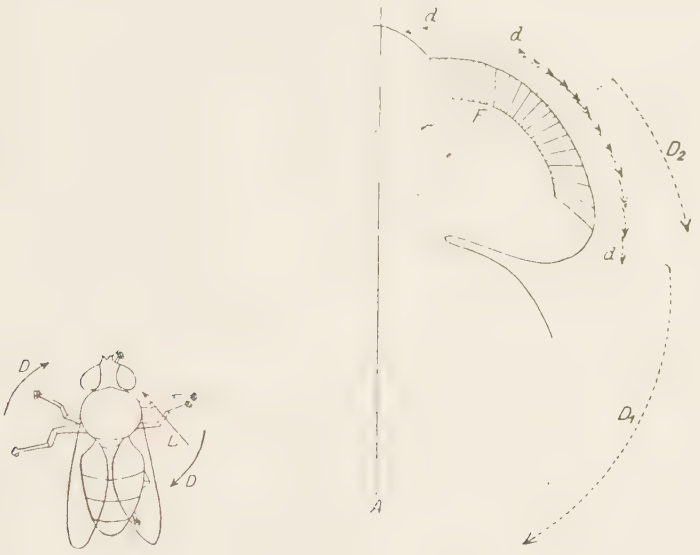

Fig. 19. — Réaction télotactique. — (D'après S.-O. Mast).

L, direction de la lumière; *F*, « Fixierstelle ».

Les flèches *d* indiquent la direction et l'ampleur des pivotements du corps déclenchés par l'excitation successive des ommatidies (cellules visuelles).

D_1, ampleur du pivotement total dû à l'excitation des cellules visuelles du bord postérieur de l'œil.

D_2, ampleur du pivotement total dû à l'excitation des cellules visuelles du milieu de l'œil.

où l'orientation n'est pas due à une différence de tonus dans les muscles symétriques, mais à une action dissymétrique des groupes musculaires symétriques qui agissent en coordination.

2° La *Télotaxie* (de τέλος, but, fin). Ces réactions ont pour caractère une *Zieleinstellung* ou orientation due à la fixation d'une région de l'espace ou d'un point par les yeux de l'animal. Ces réactions n'existent donc que chez les ani-

maux qui possèdent des yeux bien développés, ayant une acuité relativement grande, par exemple les yeux composés des Insectes et des Crustacés, les yeux simples des Céphalopodes et des Vertébrés.

Il n'existe qu'une télotaxie positive. Les réactions négatives, chez les animaux capables de télotaxie positive, sont toutes du type *tropotactique*.

Le mécanisme de la télotaxie est le suivant: il existe, sur les rétines des animaux télotactiques, des *Fixierstellen* ou régions de fixation (cf. la fovea des Vertébrés supérieurs); dès que la lumière tombe sur une région quelconque de la rétine, l'œil ou l'animal se tourne, grâce à des réflexes déclenchés par l'excitation rétinienne, jusqu'à ce que la lumière tombe sur la Fixierstelle (fig. 19).

Le cas est particulièrement intéressant chez les animaux à yeux mobiles (œil mobile unique des Daphnies, yeux pédonculés des Crustacés Podophtalmes): chez ces animaux, les yeux se tournent d'abord pour fixer la source de lumière, ensuite le corps se tourne de telle façon que son axe longitudinal se place symétriquement par rapport aux yeux. L'ordre des phénomènes est alors le suivant: excitation d'une région de la rétine — réflexes optomoteurs — excitation de la Fixierstelle — réflexes locomoteurs amenant l'orientation axiale du corps. « L'orientation télotactique est donc le fait d'une série de réflexes moteurs déclenchés et entretenus par des excitations localisées des surfaces sensibles ».

En conséquence, la base physiologique est sensiblement différente dans la tropotaxie et la télotaxie. Dans le premier type de réactions, ce sont les réflexes toniques qui jouent le plus grand rôle; dans le second l'orientation s'explique exclusivement par des réflexes moteurs.

Cette différence se remarque nettement dans la comparaison des réactions des animaux tropotactiques et des animaux télotactiques aveuglés d'un côté. Tandis que chez les animaux tropotactiques les mouvements de manège durent, pour ainsi dire indéfiniment, chez les animaux télotactiques ils cessent au bout d'un temps plus ou moins long: l'animal se dirige finalement vers la lumière, souvent

en décrivant quelques cercles, mais quelquefois tout droit. Ce sont des animaux télotactiques qu'avait étudiés RABAUD (voir p. 97). Malgré le déséquilibre phototonique, les réflexes optomoteurs et locomoteurs ramènent une orientation télotactique quasi-normale.

La loi des résultantes joue aussi chez les animaux télotactiques, mais à condition que l'angle de croisement des rayons lumineux soit suffisamment petit. Bien souvent, les animaux télotactiques vont, dès le début de l'expérience, vers l'une ou l'autre source. C'est dire que l'Entscheidungspunkt coïncide à peu près avec leur point de départ.

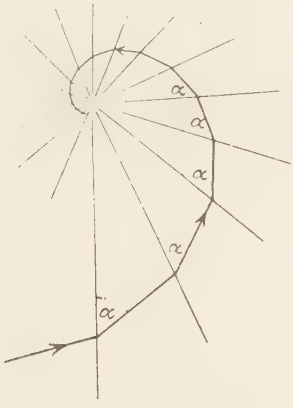

FIG. 20. — Réaction ménotactique.

3° La *Ménotaxie* (de μενῶ, être constant). Ce sont des réactions d'orientation, d'un type très spécial, dans lesquelles l'animal maintient entre la direction de l'axe de son corps et celle des rayons lumineux un angle constant. KÜHN les caractérise à l'aide de l'expression *Beibehaltung des augenblicklichen Gesichtsfeldes* (conservation du champ visuel momentané). Tout ce passe, en effet, comme si l'animal choisissait une place particulièrement claire de son champ visuel comme repère d'orientation. La trajectoire suivie par l'animal est alors telle que l'image claire occupe, pendant toute la durée de la réaction, la même place dans le champ visuel. C'est pourquoi l'axe du corps de l'animal coupe les rayons, émanés de la source qui pro-

duit l'image claire, sous un angle constant. L'animal décrit ainsi une spirale ayant la source pour centre (fig. 20).

En réalité, il n'y a pas de « choix » d'un repère, et tout se passe par voie réflexe : chez les animaux ménotactiques, l'excitation intense d'une partie de la rétine provoque des réflexes d'orientation qui tendent à maintenir l'excitation à l'endroit du champ rétinien où elle s'est d'abord produite.

Ces réactions ont été décrites par von BUDDENBROCK en 1917 sous le nom de *Lichtkompassreaktionen*, terme bien difficile à traduire en français ; une assez bonne traduction serait, à notre avis, réactions d'orientation sous un angle constant (10). Ces réactions ont une assez grande généralité dans le règne animal, surtout chez les formes supérieures. Ainsi, les oiseaux qui se balancent sur les branches compensent par des mouvements de leurs yeux le déplacement de leur tête de manière à conserver leur regard fixé sur la même région de l'espace ; un autre exemple est fourni par le réflexe du *nystagmus*, que l'on trouve jusque chez l'Homme, et qui tend à faire retrouver par l'œil, pendant le pivotement du corps, le même champ visuel.

Les réactions ménotactiques se manifestent de plusieurs manières très curieuses :

1° Si l'angle sous lequel l'animal coupe les rayons lumineux est plus petit que 90°, l'animal décrit une spirale autour de la source. C'est le cas le plus général.

2° Si cet angle est égal à 90°, l'animal décrit un cercle autour de la source comme centre. C'est ce phénomène, observé chez les Ephémères, qui avait tant émerveillé RÉAUMUR (voir p. 9).

3° Dans le cas où les rayons lumineux sont parallèles (rayons solaires, par exemple), l'animal poursuit son mouvement en ligne droite, quel que soit l'angle sous lequel l'axe de son corps coupe la direction des rayons.

Tels sont les principaux types des réactions d'orientation des animaux à la lumière. Ils sont, on le voit assez variés et assez différents les uns des autres. Nous sommes donc bien loin de l'uniformité des schémas simples propo-

(10) On a été jusqu'à proposer le terme de : réactions de compas lumineux !

sés autrefois par Loeb et par Jennings. Il s'agit maintenant d'apprécier la valeur de ces distinctions.

Les Allemands, dit-on, se plaisent aux différenciations savantes et aux classifications compliquées. Disons cependant tout de suite qu'une telle critique serait ici déplacée. Il était absolument nécessaire, en effet de distinguer soigneusement, comme ils l'ont fait, les différentes variétés d'orientation phototropique: c'était apporter, dans l'étude de ces phénomènes, une clarté dont on avait le plus grand besoin.

Grâce à ces distinctions, on est à même, enfin, d'apprécier plus justement les travaux des auteurs dont nous avons parlé: on s'aperçoit ainsi que la théorie de Jennings convient surtout aux réactions dites phobotactiques (11): que celle de Loeb s'applique assez bien aux réactions (tropotactiques) d'un ensemble de Métazoaires à organes visuels peu développés, incapables de distinguer avec quelque précision les directions de deux sources de lumière; que les observations de Rabaud concernent au contraire des Métazoaires à yeux bien développés, capables dans leurs réactions dites télotactiques de se diriger droit vers les sources et de corriger le déséquilibre du tonus de leurs muscles symétriques par des mouvements compensateurs, etc...

Mais la *classification* qu'a établie Kühn de ces types d'orientation est-elle irréprochable? Voilà ce que nous allons discuter.

Tout d'abord, la séparation des réactions phototropiques en deux grands groupes, les réactions *phobotactiques* et les réactions *topotactiques*, nous paraît contenir d'excellentes indications. C'est faute d'avoir fait cette distinction, nous l'avons vu, que Jennings s'était entendu reprocher, avec juste raison, qu'il avait confondu le phototropisme vrai (topotaxie) avec les réactions de fuite des Stentors.

Mais cette séparation est trop poussée en un certain sens: elle écarte, du groupe des réactions phobotactiques, des réactions topotactiques qui ne se distinguent des pre-

(11) Néanmoins, nous croyons devoir rappeller qu'il nous paraît abusif de classer les réactions positives de l'Euglène parmi les réactions skotophobiques.

mières que par la plus grande précision avec laquelle s'oriente l'animal. Nous voulons parler des réactions *topotactiques négatives.*

Jusqu'à quel point en effet ces réactions sont-elles — ou ne sont-elles pas — des réactions phobotactiques, c'est-à-dire des mouvements de fuite?

Rabaud avait déjà insisté sur cette idée que les réactions négatives en général ne sont pas de même ordre que les réactions positives; que celles-ci sont faites de réflexes — cloniques ou toniques, peu importe ici — sans caractère adaptatif, tandis que, dans les autres, l'animal cherche à fuir l'excitant, à se mettre hors de son atteinte, et que le chemin parcouru, dans ce cas, importait peu.

Pourquoi donc Kühn considère-t-il les réactions topotactiques négatives comme analogues aux réactions topotactiques positives? Parce qu'il se réfère aux mécanismes par lesquels elles se réalisent les unes les autres, et que ces mécanismes sont, dit-il, identiques.

A première vue, oui. Les réactions tropotactiques positives et négatives ont ceci de commun qu'elles se caractérisent par une *Symmetriceinstellung;* les réactions télotactiques (positives) et les tropotactiques négatives se ressemblent en ceci qu'elles orientent l'animal assez exactement dans la direction des rayons lumineux, soit vers la lumière, soit en sens opposé.

Mais allons au fond des choses. Il est une notion importante, introduite par Kühn, qui va nous offrir des précisions utiles: c'est celle de *champ d'indifférence* (Indifferenzfeld). Le champ d'indifférence, pour un animal *négatif*, est la région de l'espace environnant dans laquelle cet animal peut se mouvoir sans que ses yeux soient directement atteints par la lumière (ils sont alors protégés par certaines structures du corps: dos, replis des téguments, couche de pigment de l'œil du côté dorsal, etc...). Ce champ d'indifférence est constitué par un angle plus ou moins aigu, suivant la structure de l'œil et les structures protectrices susdites d'une part, et, d'autre part, suivant la direction des rayons (convergents, divergents, parallèles). Il est

évident que plus ce champ d'indifférence est étroit, plus l'orientation de l'animal négatif est précise (fig. 21).

Chez l'animal topotactique *positif*, il existe également, dit KÜHN, un champ d'indifférence: il est déterminé par l'angle que font entre elles les directions extrêmes dans lesquelles puisse s'orienter l'animal sans qu'il reçoive des excitations sensiblement inégales dans ses organes récepteurs symétriques de part et d'autre de son axe longitudinal. Il est évident que la grandeur de ce champ d'indiffé-

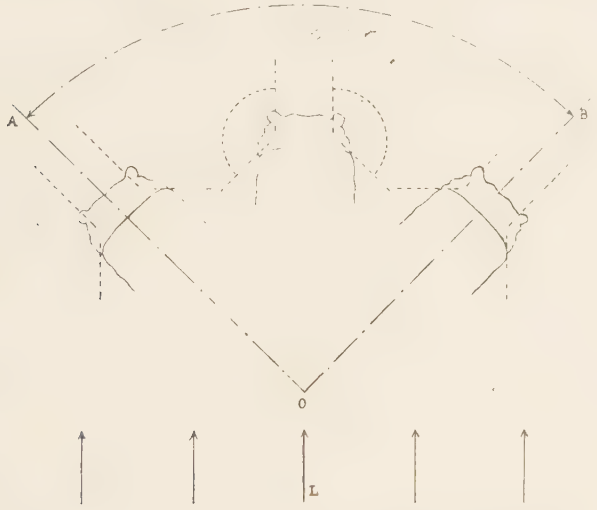

FIG. 21. — Champ d'indifférence (AôB) chez un animal topotactique négatif (*Iulus fallax*).
(D'après H. MÜLLER)

rence dépend ici encore de la structure et du nombre des éléments récepteurs.

Dans les deux cas, pense alors KÜHN, la notion de champ d'indifférence recouvre la même réalité physiologique. Mais il est permis de douter de la vérité de cette assertion. Qui ne voit en effet que le terme *indifférence* n'a pas le même sens dans les deux cas? Dans le premier, le champ d'indifférence est constitué par la *région des moindres excitations;* dans le second, par la *région des excitations égales*. Ce n'est évidemment pas la même chose, physiologiquement parlant.

Or, ces différences physiologiques correspondent à des distinctions psychologiques non moins importantes. Nous avons affaire en réalité à des ordres de réactions essentiellement différents au point de vue psychologique: dans les unes, ou réactions topotactiques négatives, l'animal cherche à mettre ses yeux à l'abri de son propre corps; dans les autres, ou réactions topotactiques positives, l'animal est orienté vers la lumière par des réflexes déclenchés directement par l'excitation lumineuse.

Nous ne voyons donc aucune différence essentielle entre les réactions phobotactiques et les réactions topotactiques négatives: elles répondent au même besoin et sont les unes et les autres des mouvements de fuite. Les Stentors, les larves de Mouche et les Iules réagissent négativement à peu près de la même façon. Si l'orientation est plus précise chez les Iules que chez les larves de Mouche et les Stentors, cela tient tout simplement à la structure plus différenciée de leurs organes photorécepteurs. *Les réactions phobotactiques, au sens de* Kühn, *ne sont que des réactions topotactiques négatives où le champ d'indifférence est très grand: et, inversement, les réactions topotactiques négatives ne sont que des réactions phobotactiques où le champ d'indifférence est très petit.*

La conséquence de tout ceci, c'est qu'il faut d'abord tenir compte, dans une classification des comportements des animaux à la lumière, des *différences psychologiques*. C'est une idée sur laquelle nous ne saurions trop insister. Puis, à l'intérieur des ordres de comportements ainsi distingués, on pourra faire autant de subdivisions qu'il sera nécessaire, suivant la complexité plus ou moins grande des *mécanismes physiologiques* grâce auxquels les réactions des différents ordres psychologiques se réalisent.

Nous proposons la classification suivante, à la place de celle de Kühn. Nous y conservons la plupart des termes qu'emploie cet auteur, sans en introduire de nouveaux, pour ne rien compliquer inutilement, et bien que certains de ces termes nous paraissent devoir appeler de sérieuses critiques (tel que le terme *skotophobique* qui nous semble ne convenir qu'à des réactions impliquant quelque mémoire

associative). Nous nous contentons en somme d'ajouter à la classification de KÜHN le point de vue psychologique qui lui manque.

RÉACTIONS PHOTOTROPIQUES DES ANIMAUX

1. *Réactions négatives*	2. *Réactions positives*
Réactions *photophobiques* sans orientation précise (Stentors, larves de Mouche...) ou avec orientation plus ou moins précise. (Tous les Métazoaires à organes récepteurs suffisamment différenciés).	*a*) Réactions *skotophobiques* sans orientation précise (Protistes positifs, etc...) *b*) Réactions *tropotactiques* avec orientation axiale dans le champ lumineux (Métazoaires à organes récepteurs rudimentaires). *c*) Réactions *télotactiques*, avec orientation de l'animal sur la source (Métazoaires à organes récepteurs différenciés). *d*) Réactions *ménotactiques*, avec orientation sous un angle constant avec les rayons lumineux (Métazoaires à organes récepteurs différenciés).

Ainsi interprétés — grâce à la critique de notions que nous apporte KÜHN lui-même — les faits exposés par cet auteur s'accordent tout à fait avec les idées que nous avons indiquées.

Il reste cependant à élucider une question dont nous avons déjà à plusieurs reprises souligné l'importance: c'est celle des processus *locomoteurs* des réactions phototropiques.

KÜHN écarte délibérément cette question: « La progression (Fortbewegung), dit-il, dans un état d'orientation vers la lumière, ou en sens opposé, ne joue aucun rôle dans l'explication du mécanisme d'orientation ». Et il annonce que son seul but est d'étudier l'orientation phototropique.

Admettons cette distinction radicale des processus d'orientation et des processus locomoteurs, distinction conforme, nous l'avons vu, aux idées de LOEB (p. 24), mais

combattue par JENNINGS (p. 51) qui la déclare arbitraire. Il n'en reste pas moins qu'il y a lieu de se demander quelle est la cause du déplacement de l'animal, car, répétons-le, le comportement phototropique d'un animal mobile, pris dans son ensemble, comprend aussi bien des processus de locomotion que des processus d'orientation.

Remarquons tout d'abord que le problème ne se pose pas à propos des réactions négatives. En effet, il n'est point possible, dans ces réactions de fuite, de séparer radicalement les mouvements d'orientation par lesquels l'animal cherche à préserver ses yeux de l'atteinte directe de la lumière, des mouvements de locomotion grâce auxquels il essaie de se soustraire définitivement et tout entier à l'excitation qui le gêne; les uns et les autres s'expliquent de la même manière, car ils répondent au même besoin.

Mais la question se pose au contraire, dans toute sa force, au sujet des réactions positives. Quels sont les facteurs de la progression de l'animal vers la lumière? En quoi consiste cette *impulsion motrice positive* qui se manifeste dès qu'un animal phototropique se tourne vers la lumière?

A cette question, on peut répondre par la notion de la *photokinèse* (terme de PATTEN, 1914). La photokinèse désigne tous les effets locomoteurs produits par la lumière chez les animaux: déclenchement de mouvements de locomotion, orientés ou non, augmentation de la rapidité des déplacements causée par l'augmentation de l'intensité lumineuse. C'est ainsi que l'on emploie le mot photokinèse dans le cas de Papillons qui, répandus sur les fleurs d'une prairie, se mettent tout à coup à voler lorsqu'un nuage emporté par le vent découvre le soleil; et dans le cas d'un animal phototropique positif qui se meut d'autant plus rapidement vers une source de lumière que l'intensité de celle-ci est plus grande.

Mais nous connaissons encore peu de choses sur les phénomènes photokinétiques. Chez les Protistes, nous savons, depuis les belles recherches de P. DESROCHE sur le phototropisme des *Chlamydomonas* (Flagellés verts) que les variations des vitesses des groupes de zoospores en fonc-

tion de l'intensité lumineuse suivent la loi de WEBER (12). MAST a montré en 1926 (13) que, chez les *Volvox*, l'action photokinétique se distingue nettement de l'action orientante de la lumière: tandis que celle-ci se caractérise par des *changements de direction* des battements des flagelles (voir plus haut p. 78, note), celle-là se traduit par une *augmentation de la fréquence* de ces battements; c'est pourquoi la colonie s'oriente et se déplace plus vite en lumière forte qu'en lumière faible.

Chez les Métazoaires, on a souvent signalé des faits du même genre: STEINACH, en 1901, parle d'une action locomotrice de la lumière chez les Céphalopodes (14); CARPENTER, en 1905 (15), étudiant les réactions des Drosophiles à la lumière et à d'autres agents physiques, montre que « la lumière a un double effet, kinétique et orientant. L'effet orientant n'apparaît que si l'excitation kinétique est suffisante pour produire une réponse locomotrice »; de plus l'effet kinétique croît en fonction de l'intensité lumineuse. Enfin, en 1932, WELSH, expérimentant sur un parasite des branchies de l'Anodonte, *Unionicola ypsilophorus* qui est phototropique positif, précise la relation qui existe entre l'intensité de la lumière et la vitesse des déplacements positifs: l'amplitude des mouvements de l'animal croît comme le logarithme de l'intensité et leur fréquence suit une loi un peu plus compliquée, dont la loi de WEBER peut être considérée comme une approximation entre certaines limites, c'est-à-dire pour des intensités lumineuses moyennes (16).

Ainsi donc, la photokinèse paraît être un phénomène tout à fait général et la grandeur de l'effet photokinétique semble être liée, un peu partout dans le règne animal, à

(12) P. DESROCHE, *Réactions des Chlamydomonas aux agents physiques*, 1912.

(13) S.-O. MAST, *Reactions to light in Volvox*, etc... *Zeitschr. für vergl. Physiol.*, 1926.

(14) STEINACH, *Ueber die Lokomotorische Funktion des Lichtes bei Cephalopoden*, *Pflüger's Archiv.*, 87, 1901.

(15) CARPENTER, *The reactions of the pomace-fly... to light*, etc... *Amer. Naturalist*, 39, 1905.

(16) WELSH, *Photokinesis and tonic effect of light in Unionicola. Journ. Gen. Physiol.*, XVI, 1932.

l'intensité lumineuse par une loi qui se rapproche plus ou moins de la fonction logarithmique.

Mais si nous entrevoyons les rapports qui existent entre l'effet moteur et la grandeur de l'excitant, nous ignorons par contre tout le reste du phénomène. Nous ne connaissons en particulier rien du *niveau d'absorption de la lumière dans la photokinèse*. Il serait cependant de la plus haute importance de savoir si l'impulsion motrice, qui se manifeste dans les réactions phototropiques positives et qui caractérise ces réactions non moins bien que l'orientation plus ou moins précise du corps de l'animal dans le champ lumineux, dépend de l'excitation de l'appareil visuel ou si elle est la fonction sensori-motrice d'un ensemble d'organes indépendants des yeux, la peau par exemple, ou les muscles eux-mêmes.

Bref, nous ignorons encore à peu près tout de l'impulsion qui pousse les animaux vers la lumière. C'est une constatation qui peut nous surprendre, vu le nombre considérable de travaux consacrés à la question du phototropisme animal. On a l'impression qu'un phénomène très général, beaucoup plus général en tout cas que l'un quelconque des processus d'orientation des animaux par rapport aux rayons lumineux, a échappé à presque toutes les investigations.

La précision des travaux des physiologistes allemands et américains, qui ont abouti aux distinctions intéressantes que nous avons rapportées, touchant les divers modes d'orientation des animaux à la lumière, ne doit donc pas nous donner l'illusion que nous connaissons dans son ensemble le déterminisme des réactions phototropiques.

CONCLUSION

Dans l'exposé que nous venons de faire des principales théories du phototropisme, nous pouvons aisément distinguer trois périodes :

1° Une période de recherches antérieure à Loeb, où l'on pose le problème de l' « attraction » et de la « répulsion » des animaux par la lumière et où l'on tente d'expliquer ces réactions par des états de conscience tels que des préférences, des désirs ou des aversions. C'est la période des *solutions « anthropomorphiques »*.

2° La deuxième période, ou période loebienne, est caractérisée par la prédominance de la *tendance mécaniste*. Loeb et ses partisans rejettent au second plan les processus de locomotion des animaux vers les lumières ou vers l'ombre et s'attachent à l'étude des réactions d'orientation. Ils créent ainsi la notion du phototropisme animal, calquée sur celle de l'héliotropisme végétal, et se donnent pour tâche de montrer que les réactions qu'ils définissent de cette manière s'expliquent exclusivement à l'aide de facteurs physico-chimiques.

Mais, pendant cette période même, où domine le mécanisme, la thèse de Loeb est vivement combattue, à la fois dans sa conception du problème et dans sa manière de le résoudre, par Jennings. Cet auteur considère que l'orientation plus ou moins précise des animaux dans les champs lumineux n'est qu'un phénomène accessoire, et que la question essentielle est de savoir pourquoi un animal donné va plutôt vers la lumière que vers l'ombre — ou inversement — dans des circonstances données. Et il propose une solution physiologique, basée sur des faits bien observés, mais dont la généralité n'est pas suffisamment établie,

doublée d'une interprétation psychologique contestable, que gâte un anthropomorphisme trop évident.

3° La troisième période, ou période post-loebienne, est caractérisée par la prédominance, qui paraît définitive, des *solutions physiologiques* sur les solutions mécanistes. Les recherches, menées par des disciples de JENNINGS, comme MAST, des disciples plus ou moins lointains de LOEB, comme KÜHN, ou des indépendants, comme RABAUD, ont pour résultats, d'abord d'étendre nos connaissances sur les réactions des animaux à la lumière, ensuite de rompre avec les idées trop exagérément mécanistes de LOEB, enfin de remettre en question la position même du problème des réactions dites phototropiques, en laissant apercevoir que ce qui compte surtout, en définitive, c'est de connaître ce qui pousse l'animal à se diriger vers la lumière. Ainsi que le dit ROSE en 1929, « Dans toutes les réactions tropistiques, il y a deux choses distinctes, mais qui sont dans la grande majorité des cas superposées. Quand un organisme se dirige vers un excitant, c'est avant tout parce qu'il est attiré par lui ; c'est là le fait fondamental. Il se rend vers le stimulus en utilisant les mécanismes dont il dispose, cils, flagelles, pattes, nageoires, etc., et leurs mouvements sont subordonnés à la réalisation de la riposte » (1).

Résumons brièvement les résultats des recherches de cette troisième période :

1° On fait retour à certaines idées émises par les auteurs de la première période. Nous voulons parler surtout de la notion de *photopathie*, ou manière dont l'animal supporte la lumière. La distinction des animaux « euryphotes » et « sténophotes », faite par RABAUD, la distinction des réactions « phobotactiques » et des réactions « topotactiques », faite par KÜHN, d'une manière assez criticable d'ailleurs, marquent ce retour. On en vient alors à penser que le sens du déplacement de l'animal, ou signe du phototropisme, est déterminé par des conditions photopathiques : l'animal est « positif » quand il peut supporter la lumière et tant qu'il le peut ; il est « négatif » quand il ne le peut pas ou quand il ne le peut plus. D'où la nécessité de faire intervenir, dans

(1) ROSE, *La question des Tropismes*, p. 426.

l'analyse des comportements des animaux à la lumière, des *notions psychologiques:* car les distinctions précédentes sont en premier lieu d'ordre psychologique; elles discriminent des types de réactions qui se réalisent par des mécanismes que l'expérimentation physiologique nous apprendra ensuite à connaître.

2° L'hypothèse de Loeb sur le rôle du tonus musculaire ne peut expliquer — et dans une certaine mesure — que certains processus d'orientation des animaux dans les champs lumineux: ce sont les réactions « tropotactiques » de Kühn. D'autres processus d'orientation existent, la « télotaxie » et la « ménotaxie », qui dépendent de réflexes moteurs déclenchés par des excitations rétiniennes localisées d'une manière plus ou moins étroite.

3° Mais il semble qu'il y ait, en face de cette variété des processus d'orientation, un phénomène très général, qui se retrouve dans toutes les réactions phototropiques positives, l'*impulsion motrice positive*. Cette impulsion, qui paraît appartenir au groupe des phénomènes réunis sous le nom de *photokinèse* est encore peu connue: on connaît mal ses conditions physiologiques, son rôle dans le comportement n'est pas défini avec suffisamment de clarté. Est-elle, comme le veut Kühn, absolument indépendante des processus d'orientation qui tournent l'animal vers la lumière? Est-elle au contraire liée nécessairement à ces processus ou à certains d'entre eux, constituant ainsi avec ces processus une seule et même réaction, la réaction positive, que les anciens auteurs appelaient l'attraction des animaux par la lumière? C'est une question que les travaux que nous avons examinés ne nous permettent pas de résoudre.

Ainsi, le comportement phototropique comprend trois sortes d'éléments, ou processus élémentaires: la *photopathie*, l'*orientation phototropique*, la *photokinèse*, dont les relations mutuelles ne sont pas encore entièrement connues et dont les mécanismes respectifs sont même à peu près ignorés (sauf les mécanismes de l'orientation tropistique, sur lesquels presque tous les efforts des chercheurs ont porté depuis Loeb).

Cependant, tous les faits que nous connaissons déjà nous paraissent converger vers quelques idées très générales, qui sont comme la somme de nos connaissances certaines sur les réactions phototropiques: l'animal est conduit vers la lumière par une impulsion aveugle, vraisemblablement du type des réflexes, quand il peut supporter la lumière. Quand il ne peut pas la supporter, une réaction de fuite se produit, qui inhibe les réflexes de la réaction positive et qui met plus ou moins bien l'animal à l'abri de la lumière.

C'est avant tout pour apporter une contribution à la solution du problème de l'impulsion motrice positive que nous avons entrepris le travail qui fait l'objet de notre autre ouvrage: *Recherches expérimentales sur le Phototropisme des Daphnies.*

Nous y montrons, en substance:

1° Que l'organe récepteur dont l'excitation par la lumière déclenche l'impulsion motrice positive est la *sensibilité dermatoptique* et que l'œil ne joue aucun rôle dans les mouvements de progression vers la lumière. C'est un fait qu'avait autrefois découvert Graber (voir plus haut p. 13).

Le rôle de la sensibilité dermatoptique est double: 1° faire pivoter l'animal vers la lumière; 2° déclencher des réflexes locomoteurs. La Daphnie a tendance à se tourner vers la lumière toutes les fois que la sensibilité dermatoptique de sa partie dorsale est atteinte directement par la lumière; elle répond par des mouvements de nage, d'autant plus rapides que l'intensité lumineuse est plus forte, quand sa partie ventrale fait face à la lumière. La relation entre la vitesse des mouvements positifs et l'intensité de la lumière est une loi analogue à celle qu'a trouvée Welsh en 1932 chez *Unionicola* (p. 117).

Ainsi, l'impulsion motrice positive est liée à une réaction de pivotement vers la lumière, qui est un mode grossier d'orientation. Ces deux réactions, qui n'en font qu'une en réalité, impliquent une sorte de *polarisation physiologique* de l'animal, due à des connexions différentes entre les diverses parties de la sensibilité dermatoptique et les divers muscles des appendices locomoteurs. C'est en somme la

théorie physiologique de JENNINGS appliquée aux Métazoaires.

2° Quant à l'œil composé de la Daphnie, son rôle est *d'orienter l'animal avec précision* vers la source lumineuse. Cette orientation est du type télotactique décrit par KÜHN : l'excitation des éléments rétiniens provoque des réflexes optomoteurs qui font tourner l'œil, mobile dans sa cavité, vers la source, et ces réflexes optomoteurs entraînent à leur suite des réflexes des membres qui ramènent le corps dans sa position normale par rapport à l'œil, c'est-à-dire orientent avec précision l'organisme entier dans le champ lumineux.

Autrement dit, la Daphnie maintient, grâce à son œil composé, sa direction vers la lumière, quand sa sensibilité dermatoptique la fait se mouvoir vers celle-ci.

3° L'impossibilité — momentanée ou durable — de supporter l'action directe d'une lumière, plus ou moins intense, sur sa partie ventrale (plus sensible que le dos) et sur son œil, provoque chez la Daphnie une inhibition de toute réaction positive et déclenche des mouvements de fuite (réaction négative).

Une réaction phototropique positive, chez un Métazoaire relativement évolué comme la Daphnie, se compose donc de deux sortes de processus : une impulsion motrice positive, consistant en une orientation grossière et en une progression de l'animal vers la lumière ; une orientation précise du plan axial du corps vers la source.

Le premier de ces processus est le fait d'une fonction sensori-motrice très primitive, car la sensibilité dermatoptique est un des modes les plus simples de la photoréception, et répandue chez tous les Métazoaires inférieurs. Elle existe encore chez les Vertébrés inférieurs (les Batraciens par exemple) et elle est analogue à la sensibilité ou réactivité à la lumière des Protistes verts et des Végétaux phototropiques positifs. En effet dans le spectre, la courbe de la sensibilité dermatoptique a la même allure que la courbe de la sensibilité des Protistes verts et que celle des Plantes dans leurs réactions phototropiques : elle croît continument du rouge au violet, où elle atteint son maximum.

Cette analogie avait été découverte par Loeb, qui s'en était servi, nous l'avons vu (p. 28), pour prouver son hypothèse de l'identité du phototropisme animal et du phototropisme végétal.

Phénomène très primitif et très général, l'impulsion motrice positive liée à la sensibilité dermatoptique est, à notre avis, le phénomène essentiel des réactions phototropiques. L'orientation précise, axiale, du corps de l'animal dans le champ lumineux est un phénomène d'une bien moins grande importance et qui ne joue qu'un rôle secondaire. Ce phénomène, en effet, ne se rencontre pas chez les organismes phototropiques les plus simples, comme les Protistes verts ; et, chez les Métazoaires, on le voit prendre des formes très diverses, suivant le degré d'évolution des organes photorécepteurs spéciaux (tropotaxie, télotaxie, ménotaxie), sans que, cependant, cette diversité modifie en quoi que ce soit la nature de la réaction totale.

Si nos vues sont exactes, il est clair qu'on ne fut jamais plus près de la vérité, en ce qui concerne les conditions physiologiques des impulsions motrices causées par la lumière chez les animaux inférieurs, qu'en 1884, date de la publication du principal ouvrage de Graber. Les travaux de Loeb ont donc plutôt obscurci la question principale qu'ils ne l'ont éclaircie. Ils l'ont fait dévier, sans la résoudre.

Mais cependant, sans Loeb, aurions-nous, même aujourd'hui, l'idée d'une théorie générale des réactions qu'il a groupées sous le nom de phototropisme animal? Il est permis d'en douter.

OUVRAGES CITÉS

(On trouvera dans l'ouvrage de Rose: *La Question des Tropismes* (1929) une très bonne bibliographie sur le Phototropisme et les Tropismes en général.)

1. *Année biologique.* — Article de A. Drzewina sur le livre de Rose. Vol. 34 (*Physiologie*), 1930.
2. Bert (P.). — *Sur la question de savoir si tous les animaux voient les mêmes rayons lumineux que nous. Archiv. de Physiol. norm. et pathol.*, 1869.
3. Bert (P.). — *Influence de la lumière sur les êtres vivants. Revue scientifique*, vol. 21, 1878.
4. Bohn (G.). — *Sur les courbures dues à la lumière. C. R. Soc. de Biol.*, 1906.
5. Bohn (G.). — *La naissance de l'intelligence.* Paris, 1909.
6. Bohn (G.). — *Tropismes, in: Traité de physiologie norm. et pathol. de Roger et Binet.* Tome IX, 1933.
7. Bouvier (E.-L.). — *La vie psychique des Insectes.*
8. Carpenter (E.-W.). — *The reactions of the pomace fly (Drosophila ampelophila Loew) to light, gravity and mechanical stimulation. Amer. Naturalist*, 39, 1905.
9. Claparède (Ed.). — *Les Tropismes devant la Psychologie. Journal für Psychol. und Neurol.*, XIII, 1908.
10. *VI^e Congrès International de Psychologie*, Genève, 1909. Communications de Loeb, Bohn, Jennings et discussion (Claparède, Piéron, etc...). La communication de Loeb a été traduite en français sous le titre: Le rôle des tropismes en psychologie, dans l'ouvrage de Loeb: *La conception mécanique de la vie*, trad. française, Paris, 1912.
11. Desroche (P.). — *Réactions des Chlamydomonas aux agents physiques. Thèse Fac. Sci.* Paris, 1912.
12. Goldsmith (M.). — *La Psychologie comparée.* Paris, 1927.
13. Graber (V.). — *Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Tiere.* Prag-Leipzig, 1884.
14. Jennings (H.-S.). — *Studies on reactions to stimuli in Unicellular Organisms.* I. *Reactions to chemical, osmotic and mechanical stimuli in the Ciliate Infusoria. Journ. of Physiol.*, 21, 1897.

15. Jennings (H.-S.). — *Studies, etc.* II. *The mechanism of the motor reactions of Paramecium. Amer. Journ. of Physiol.*, 11, 1899.
16. Jennings (H.-S.). — *Studies, etc.* III. *Reactions to localized stimuli in Spirostomum and Stentor. Amer. Naturalist*, 33, 1899.
17. Jennings (H.-S.). — *Studies, etc.* IV. *Laws of chemotaxis in Paramecium. Amer. Journ. of Physiol.*, II, 1899.
18. Jennings (H.-S.). — *Studies, etc.* V. *On the movements and motors reflexes of the Flagellata and Ciliata. Amer. Journ. of Physiol.*, III, 1900.
19. Jennings (H.-S.). — *Studies, etc.* VI. *On the reactions of Chilomonas to organic acids. Amer. Journ. of Physiol.*, III, 1900.
20. Jennings (H.-S.). — *Contribution to the Study of the Behavior of lower Organisms. Carnegie Institution of Washington Publ.*, 16, 1904.
21. Jennings (H.-S.). — *Behavior of the lower Organisms.* New-York, 1906.
22. Jennings (H.-S.). — *Comparative Psychology. Bohn's « The birth of Intelligence ». Amer. Naturalist*, 43, 1909.
23. Kühn (A.). — *Phototropismus und Phototaxis der Tiere, in: Handbuch der norm. und pathol. Physiologie de v. Bethe, etc...* Berlin, 1929.
24. Loeb (J.). — *Der Heliotropismus der Thiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen.* Würzburg, 1890.
25. Loeb (J.). — *La dynamique des phénomènes de la vie.* Trad. franç., Paris, 1908.
26. Loeb (J.). — *La conception mécanique de la vie.* Trad. franç., Paris, 1912.
27. Loeb (J.). — *Die Tropismen*, in: *Winterstein's Handbuch der vergl. Physiol.*, 4ter Bd., Iena, 1913.
28. Loeb (J.). — *Forced movements, tropisms and animal conduct.* Philadelphia, 1918.
29. Loeb und Groom (Th.). — *Der Heliotropismus der Nauplien von Balanus perforatus und die periodischen Tiefenwanderungen pelagischer Tiere. Biol. Centralbl.*, vol. 10, 1890-91.
30. Loeb and Wasteneys. — *The relative efficiency of various parts of the spectrum for the héliotropic reactions of animals and plants. Journ. Exp. Zool.*, 1916.
31. Lubbock (J.). — *Les sens et l'instinct chez les animaux.* Trad. franç., Paris, 1891.
32. Lubbock (J.). — *Fourmis, Abeilles et Guêpes.* Trad. franç., Paris, 1883.
33. Manquat (M.). — *Les Tropismes dans le comportement animal. Thèse Fac. Sci. Nancy*, 1921.

34. Mast (S.-O.). — *Light and the Behavior of Organisms.* New-York, 1911.
35. Mast (S.-O.). — *Reactions to light in Volvox with special reference to the process of orientation. Zeitschr. für vergl. Physiol.,* 1926.
36. Patijaud (E.). — *La théorie de Loeb sur les Tropismes est-elle exacte? Revue d'Histoire Naturelle,* vol. VIII, 1927.
37. Rabaud (Et.). — *La lumière et le comportement des organismes. Bull. Biol. France-Belgique,* 1916.
38. Rabaud (Et.). —*Recherches expérimentales sur le comportement de diverses Araignées. Année psychologique,* tome 22, 1921.
39. Rabaud (Et.). — *Les Tropismes. Revue Scientifique,* 1922.
40. Rabaud (Et.). — *Tropismes et comportement. Revue Philosophique,* 1926.
41. Rabaud (Et.). — *Titres et travaux scientifiques de M. Et. Rabaud.* Laval, 1935
42. Réaumur. — *Mémoires pour servir à l'Histoire des Insectes.* Paris, 1734-1742.
43. Rose (M.). — *La question des Tropismes.* Presses Universit. France, 1929.
44. Sachs (J. von). — *Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie.* Leipzig, 1887, II^te^ Auflage.
45. Steinach. — *Ueber die Lokomotorische Funktion des Lichtes bei Cephaloden. Pflüger's Archiv.,* Bd 87, 1901.
46. Strassburger. — *Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen.* Iena, 1878.
47. Trembley (A.). — *Mémoires pour servir à l'histoire d'un genre de polypes d'eau douce à bras en forme de cornes.* Leyde, 1744.
48. Welsh (J.-H.). — *Photokinesis and tonic effect of light in Unionicola. Journ. Gen. Physiology,* XVI, 1932.

Vu et lu :

Strasbourg, le 14 Mars 1938.

Le Doyen de la Faculté des Lettres,
Gabriel Maugain.

Vu et permis d'imprimer :

Strasbourg, le 15 Mars 1938.

Président du Conseil de l'Université,
Le Recteur de l'Académie,
J. Dresch.

TABLE DES MATIÈRES

Introduction 1

Chapitre premier. — *Les recherches antérieures à Loeb (1890)* 9

Chapitre II. — *La théorie du phototropisme de Loeb* 17

I. Origine de la théorie générale des tropismes de Loeb.. 17

II. La notion et la théorie du phototropisme animal selon Loeb 22

III. Preuves expérimentales de la théorie de Loeb 27

IV. Additions et corrections apportées par Loeb à sa doctrine 38

V. Critique de la théorie du phototropisme de Loeb.... 44

Chapitre III. — *La théorie de Jennings* 57

I. Origine de la théorie de Jennings 58

II. Extension de la théorie des réactions motrices des Protistes vis-à-vis des substances chimiques aux réactions motrices des animaux à la lumière 63

III. Théorie générale des réactions des animaux à la lumière 71

IV. Critique de la théorie de Jennings 77

Chapitre IV. — *Examen de théories récentes* 91

I. Les travaux d'Et. Rabaud 94

II . Recherches de physiologistes allemands et américains présentées par A. Kühn (1929) 103

Conclusion 119

Ouvrages cités 125

Imprimerie Georges Thomas – Nancy